3 9001 03648 8222

ls Rest!

Zur Beachtung.

ser Bogen enthält:

Titel und Inhalt

zu

Dr. H. G. BRONN'S

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS.

Dritter Band. Supplement.

I. Abteilung.

UNIVERSITY OF ARIZONA
LIBRARY

B86
Band 3
Suppl.
Abt. 1
[Pt. 1]

Dr. H. G. Bronn's
Klassen und Ordnungen
des
TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

I. Abteilung. Die Appendicularien und Ascidien.

Begonnen von

Prof. Dr. Osw. Seeliger.

Fortgesetzt von

Dr. R. Hartmeyer
in Berlin.

Mit 41 Tafeln sowie 241 Figuren und 43 Karten im Text.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1893—1911.

227527

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

Vorwort.

Die Bearbeitung der *Tunicata* wurde als Supplement zum dritten Bande (*Mollusca*) von O. Seeliger im Jahre 1893 begonnen. Sie umfaßt die Geschichte der ganzen Gruppe, die Appendicularien und die Ascidien (1893—1907, S. 1—1280), deren Beendigung aber durch den Tod Seeligers im Jahre 1908 unterbrochen wurde. Die Bearbeitung der Ascidien wurde dann von R. Hartmeyer zu Ende geführt (1909—1911, S. 1281—1773), während die noch im Erscheinen begriffenen pelagischen Tunicaten von G. Neumann übernommen worden sind und die zweite Abteilung des Supplementbandes bilden.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Geschichtlicher Überblick 1
1. Die Kenntnisse über Tunicaten im Altertum und Mittelalter . . . 1
2. Die Tunicaten in den enzyklopädischen Darstellungen der Zoologen der Renaissance 9
3. Die Tunicaten bei den Systematikern des achtzehnten Jahrhunderts und deren Vorläufern 18
4. Die Begründung des Tunicatentypus. Cuvier, Lamarck, Savigny . 32
5. Die Entdeckung des Generationswechsels der Tunicaten 46
6. Die Erweiterung des Tunicatenkreises durch die Entdeckung neuer Formen 58
7. Einige neuere Klassifikationen der Tunicaten 67
Literaturverzeichnis 78
II. Die Appendicularien, Copelata 84
1. Allgemeine Körperbeschaffenheit 84
1. Der Bau 84
2. Die Farbe 89
3. Die Größe 91
II. Das Gehäuse 92
III. Das Hautepithel 98
1. Drüsenzellen 99
2. Das flache Epithel der Hautschicht 100
IV. Das Nervensystem 102
V. Die Sinnesorgane 108
1. Das Gehörorgan 108
2. Die Flimmergrube 108
3. Die Hautsinnesorgane 109
VI. Der Darmtractus 110
1. Der Kiemendarm 111
2. Der Verdauungstraktus 115
VII. Die Chorda 118
VIII. Die Muskulatur 120
1. Die Muskulatur des Ruderschwanzes 120
2. Die Muskulatur im Rumpfe 126
IX. Herz und Pericardium 127
X. Die Geschlechtsorgane 128
1. Der Hoden 129
2. Das Ovarium 130
XI. Das Mesenchym 131
XII. Primäre Leibeshöhle und Blutbahnen 133

Seite

XIII. Das System 135
Klasse Copelata, Appendicularia 135
Ordn. Archipneusta 135
1. Fam. Appendicularidae 136
2. Fam. Kowalevskidae 141
XIV. Chorologie 142
1. Die horizontale Verbreitung 142
2. Die vertikale Verbreitung 144
3. Die quantitative Verteilung 145
4. Das zeitliche Auftreten 146
XV. Oecologie 149
1. Verhalten in der Gefangenschaft; Lebensdauer 149
2. Schutzeinrichtungen und Feinde 150
3. Parasiten der Appendicularien 151
Literaturverzeichnis 152
III. Die Ascidien, Tethyodea, Ascidiacea 155
I. Allgemeine Körperbeschaffenheit 155
1. Der Bau 155
2. Die Körperform 169
3. Der Ascidienstock 175
a) Cormascidienstöcke und Aggregationen 175
b) Bau des Stockes 177
c) Form des Stockes 187
4. Die Größe 195
5. Die Farbe 199
6. Die chemische Beschaffenheit 208
II. Der äußere Cellulosemantel 210
1. Allgemeine und äußere Beschaffenheit des Cellulosemantels . 211
2. Der histologische Bau des Cellulosemantels 220
a) Die Mantelzellen 220
b) Die cellulosehaltige Grundsubstanz 227
c) Mikroskopische Einlagerungen 230
d) Mantelfortsätze und Stacheln 236
e) Mantelgefäße 242
3. Die chemische Beschaffenheit des Cellulosemantels 251
a) Die Cellulose im Ascidienmantel 251
b) Andere chemische Bestandteile des Mantels 259
4. Bedeutung und Nutzen des Cellulosemantels 261
III. Das Ektoderm 265
1. Das Ektodermepithel der Leibeswand 265
2. Das Ektodermepithel in der Region der beiden Körperöffnungen 268
a) Das Epithel der Mundhöhle und des Egestionskanals . . 268
b) Die Lobi 269
3. Die Tentakel 273
a) Die Mundtentakel 273
b) Die Cloakaltentakel 281
IV. Das Nervensystem 282
1. Das Gehirnganglion 284
2. Die Nervenstränge 287
3. Der Ganglienzellstrang 293

Seite

V. Die Flimmergrube und Neuraldrüse 296
1. Die Flimmergrube 297
2. Der Flimmergrubenkanal 303
3. Die Neuraldrüse 307
VI. Die Sinnesorgane 319
1. Die Ocelli 319
2. Die Tastorgane 322
VII. Der Kiemendarm 324
1. Die Präbranchialzone des Kiemendarmes 325
2. Der Flimmerbogen 327
3. Der Endostyl 340
4. Die Dorsalfalte 350
5. Die Hinterwand des Kiemendarmes 364
6. Die Region des Oesophaguseingangs 370
7. Die Kiemen 374
a) Die Kiemenspalten 378
b) Das primäre Gitterwerk der Kieme 397
c) Die Faltungen des Innenepithels der Kieme, das sekundäre Gitterwerk 402
d) Die Faltungen des Außenepithels der Kieme 427
e) Die Faltungen der gesamten Kiemenwand 428
f) Aberrante Kiemenformen 443
VIII. Der Verdauungstractus 446
1. Der Oesophagus 452
2. Der Magen 454
3. Der Mitteldarm 463
4. Der Enddarm 465
5. Die Leber 468
6. Die darmumspinnende Drüse 474
7. Einige physiologische Bemerkungen über die Verdauung bei den Ascidien 482
IX. Der Peribranchialraum und die Cloake 484
1. Die Septen 486
a) Die Primärsepten 486
b) Die Sekundärsepten 492
2. Die Trabekel 495
3. Die Endocarpen oder Parietalbläschen 498
4. Die Cloakal- und Pharyngealdrüsen 503
5. Die morphologische Bedeutung der Peribranchialräume und der Cloakenhöhle 504
X. Der Circulationsapparat, Epicard und Perivisceralhöhle 506
1. Das Herz und Pericard 507
a) Das Herz 508
b) Das Pericardium 515
c) Physiologie des Herzens 520
2. Die Blutgefäße 530
a) Der Bau 530
b) Der Verlauf der Blutbahnen 535
3. Das Blut 553
a) Die Blutzellen 554
b) Die Blutflüssigkeit 561

Seite

c) Der Kreislauf des Blutes 563
4. Das Epicard 564
5. Die Perivisceralhöhle 569
XI. Das Bindegewebe und die Muskulatur 576
1. Das Bindegewebe 576
a) Die Bindegewebszellen 576
b) Die Zwischensubstanz 579
c) Die Spicula 580
2. Die Muskulatur 585
XII. Die Niere 603
XIII. Die Geschlechtsorgane 613
1. Die Zwitterdrüsen 614
a) Der Bau der Zwittergonaden und deren Auflösung in Polycarps 614
b) Die Reifung der Geschlechtsdrüsen. Dichogamie . . . 623
2. Die Ovarien 628
a) Der Bau 628
b) Die Gestalt 635
c) Die Größe 642
d) Die Farbe 648
e) Die Zahl 649
3. Die Hoden 656
a) Der Bau 656
b) Die Gestalt 663
c) Die Größe 671
d) Die Farbe 674
e) Die Zahl 675
4. Die Bruträume und der Brutsack 679
5. Die systematische Bedeutung der Geschlechtsorgane . . . 687
XIV. Die Embryonalentwicklung 692
1. Die Geschlechtszellen und ihre Bildung 693
a) Das entwickelte Ei nach seinem Austritt aus dem Ovarium 693
b) Die Eibildung 700
c) Die Spermatozoen und ihre Entstehung 716
2. Die Reifung und Befruchtung des Eies 721
a) Die Eireifung 721
b) Die Befruchtung 724
3. Die ersten Stadien der Embryonalentwicklung 732
a) Die Furchung 735
b) Die Bildung der Gastrula 740
c) Die Bildung des Mesoderms 745
4. Die Umbildung der Gastrula zum jungen geschwänzten Embryo 750
a) Der Verschluß des Blastoporus und die Entstehung des Nervenrohres 751
b) Die Bildung der Darmanlage und des Schwanzentoderms 758
c) Die Bildung der Chorda 763
d) Die Entwicklung des Mesenchyms und der Schwanzmuskulatur 769
5. Die Entwicklung zur geschwänzten freischwimmenden Larve 773
a) Das ektodermale Hautepithel 779
b) Der äußere Cellulosemantel 785

Seite
c) Das Nervenrohr und die Sinnesorgane 791
d) Die Peribranchialräume und die Cloake 805
e) Der Darmtractus 812
f) Herz, Pericardium und Epicard 817
g) Die Chorda 823
h) Die Schwanzmuskulatur 826
i) Das Mesenchym 828
6. Die Festsetzung der Larve und Rückbildung des Ruderschwanzes 829
a) Die Rückbildungserscheinungen im Rumpfabschnitt . . 834
b) Die regressive Metamorphose des Schwanzabschnitts . . 837
7. Die Entwicklung der festgehefteten Larve zur ausgebildeten Ascidie 844
a) Die Entwicklung der Körperform und des Hautepithels . 844
b) Das Nervensystem 848
c) Der Kiemendarm 852
d) Der Verdauungstractus 918
e) Das Herz, Pericard und Epicard 919
f) Die Niere 925
g) Die Geschlechtsorgane 930
8. Die abgekürzte Entwicklung ohne freischwimmende Larvenform bei einigen Molguliden 951
XV. Die Knospung 973
1. Die stoloniale Knospung 979
a) Die Bildung des Stolo prolifer 979
b) Die Bildung der Knospen an und aus dem Stolo . . . 984
c) Die Entstehung der Organe in der Knospe 987
2. Die palleale Knospung 998
3. Die epicardiale Knospung 1013
a) Die postabdominale Teilung der Polyclinidae 1013
b) Die Knospung der Distomidae 1018
4. Die pylorische Knospung der Didemniden und Diplosomiden 1027
a) Die Knospenbildung an den Blastozooiden 1028
b) Die Knospenbildung an Oozooid 1033
c) Die Stockbildung 1040
5. Embryonalentwicklung und Knospung 1045
XVI. Das System 1055
1. Die Systematik der Ascidien bei früheren Autoren 1055
2. Spezielle Darstellung des Systems bis auf die Gattungen herab 1069
Literatur 1281
Das System (bearbeitet von R. Hartmeyer) 1310
Übersicht über das System 1312
Ordn. Ptychobranchia 1316
Fam. Caesiridae (Molgulidae) 1316
Fam. Pyuridae (Cynthiidae s. Halocynthiidae) 1329
Fam. Tethyidae (Styelidae + Polyzoidae) 1348
Subfam. Pelonaiinae 1356
Subfam. Tethyinae 1357
Subfam. Polyzoinae 1369
Fam. Botryllidae 1377
Ordn. Aspiraculata 1381

Seite

Fam. Hexacrobylidae 1381
Ordn. Diktyobranchia 1381
Fam. Rhodosomidae (Corellidae) 1385
Subfam. Rhodosominae 1388
Subfam. Chelyosominae 1391
Fam. Pterygascidiidae 1396
Fam. Hypobythiidae 1398
Fam. Phallusiidae (Ascidiidae) 1399
Fam. Perophoridae 1409
Fam. Cionidae 1412
Fam. Diazonidae 1414
Ordn. Krikobranchia 1419
Fam. Clavelinidae 1423
Fam. Polycitoridae (Distomidae) 1428
Fam. Didemnidae 1442
Subfam. Didemninae 1445
Subfam. Coelocorminae 1456
Fam. Synoicidae (Polyclinidae) 1457
Subfam. Synoicinae 1459
Subfam. Pharyngodictyoninae 1477
Nachträge zum System 1480
Nachtrag und Berichtigungen zum Literaturverzeichnis . . . 1496
Druckfehler-Berichtigungen 1497
XVII. Die geographische Verbreitung 1498
Einleitung 1498
Die horizontale Verbreitung der Ascidien 1501
I. Die horizontale Verbreitung der Ascidien auf systematischer Grundlage 1502
A. Die Verbreitung der Familien 1507
B. Die Verbreitung der Gattungen 1522
C. Die Verbreitung der Arten 1564
II. Die horizontale Verbreitung der Ascidien auf geographischer Grundlage 1570
A. Die Zonen 1570
a) Die Arktis 1573
b) Die Subarktis 1600
c) Die Tropen 1628
d) Die Subantarktis 1656
e) Die Antarktis 1673
Bipolarität 1677
B. Die Ozeane 1680
Die vertikale Verbreitung der Ascidien 1682
I. Die vertikale Verbreitung der Ascidien auf systematischer Grundlage 1683
A. Die Verbreitung der Familien 1683
B. Die Verbreitung der Gattungen 1687
C. Die Verbreitung der Arten 1698
II. Die vertikale Verbreitung der Ascidien auf geographischer Grundlage 1721
A. Das Litoral 1721
B. Das Continental 1721

Seite
C. Das Abyssal 1722
Nachträge und Berichtigungen zum Kapitel XVII 1723
Inhaltsverzeichnis zum Kapitel XVII 1724
XVIII. Biologie 1726
Vorkommen und Lebensweise 1726
Variabilität 1730
Feinde und Schutzeinrichtungen 1731
Parasitismus und Symbiose 1732
Paläontologie 1738
Nachträge und Berichtigungen zum System 1738
Zweiter Nachtrag zum Literaturverzeichnis 1743
Druckfehler-Berichtigungen 1746
Index 1747

Tunicata: Mantelthiere.

Erster Abschnitt.

Geschichtlicher Ueberblick.

1. Die Kenntnisse über Tunicaten im Alterthum und Mittelalter.

Einzelne Vertreter des Tunicatenstammes waren bereits **Aristoteles** bekannt. Er bezeichnet sie als *τήθυα*, und die Beschreibung, die er von diesen Formen giebt, lässt darüber keinen Zweifel bestehen, dass es sich um Ascidien handelt.

In der historia naturalis (lib. IV, cap. I) werden bekanntlich die blutlosen oder weissblütigen Thiere (*ἄναιμα*) in vier Classen getheilt: in Kopffüssler (*μαλάκια*), Krustenthiere (*μαλακόστρακα*), Schalthiere (*ὀστρακόδερμα*) und Insekten (*ἔντομα*). Die Tethya sind als eine besondere Gruppe der Schalthiere angeführt. Von den übrigen Formen dieser letztern zeichnen sie sich dadurch aus, dass sie „ganz und gar von der Schale umgeben sind und aussen nichts vom Fleische blosslegen" (hist. nat. IV, 4, 2) und sich in ihrer Natur den Pflanzen nähern. Ich will diese berühmte Stelle, in welcher eine Auffassung der organischen Natur niedergelegt ist, die namentlich die Zoologen der Renaissance bis zu einer wörtlichen Anlehnung beherrscht hat, in der Uebersetzung hersetzen: „Die Ascidien aber unterscheiden sich ihrer Natur nach wenig von den Pflanzen, gleichwohl sind sie thierartiger als die Spongien, denn diese haben durchaus die Beschaffenheit der Pflanzen. Die Natur schreitet nämlich allmählig von dem Unbeseelten zu den Thieren fort durch solche Wesen hindurch, welche zwar leben, dennoch aber keine Thiere sind, dergestalt, dass es scheint, als ob das eine sich vom anderen wegen der gegenseitigen Verwandtschaft überaus wenig unterscheide. Die Spongie verhält sich nun aber, wie gesagt wurde, da sie zwar angewachsen lebt, abgelöst aber nicht lebt, durchaus gerade so, wie die Pflanzen..... Es findet sich aber auch zuweilen bei den Ascidien und anderen derartigen Geschlechtern, dass sie, indem sie zwar nur angeheftet leben, einer Pflanze gleichen, dennoch aber, da sie etwas Fleischiges besitzen, eine Art Empfindung zu haben scheinen; es bleibt aber ungewiss, wie man es nehmen soll. Es hat aber dieses Thier zwei Gänge und eine Sonderung, einen, wodurch

es die Flüssigkeit aufnimmt, und einen, durch welchen es die zurückbleibende Flüssigkeit wieder herauslässt; denn es hat keineswegs deutliche Excremente, wie die übrigen Schalthiere. Darum ist es auch viel richtiger, dieses, wie jedes andere derartige Thier als pflanzlich zu bezeichnen; denn keine Pflanze hat Excremente. Durch die Mitte aber zieht eine dünne Scheidewand, in welcher sich wahrscheinlich das Princip des Lebens befindet" (part. animal. IV. 5). Auch hist. anim. VIII. 1, 3 behandelt Aristoteles die Pflanzenähnlichkeit der Schalthiere, ohne aber daselbst etwas wesentlich Neues hinzuzufügen.

Die Hauptstelle bezüglich der Darstellung des anatomischen Baues der Tethyen findet sich hist. anim. IV. 6, 1—3 und lautet folgendermaassen: „Die sogenannten Ascidien haben vor allen diesen eine ganz absonderliche Beschaffenheit, bei ihnen allein wird nämlich der Körper ganz und gar von einer Schale verhüllt; die Schale ist aber ein Mittelding zwischen Fell und Schale, daher schneidet sie sich auch wie dürres Leder. Der schalenartige Theil nun ist am Felsen festgeheftet und zeigt zwei von einander entfernte, äusserst kleine und nicht leicht zu sehende Oeffnungen, durch welche sie das Wasser ausstossen und aufnehmen; sie haben nämlich keinerlei deutlichen Abgang, wie einige andere Schalthiere, z. B. der Seeigel, und andere den sogenannten Mohnsaft. Geöffnet haben sie nach innen zunächst eine sehnige Haut um das Fleischige, in ihr befindet sich das Fleischige der Ascidie selbst, das keinem der übrigen gleicht; das Fleisch selbst ist in der That durchaus gleichförmig. Dasselbe ist indess an zwei Stellen dem Häutchen und dem Felle von der Seite her angewachsen, und wo es angewachsen ist, da ist es enger nach beiden Enden, mit denen es sich zu den die Schale durchziehenden Ausgängen hinzieht, durch welche sie Nahrung und Wasser aufnehmen und ausstossen: als ob das eine der Mund, das andere aber der Ausgang für den Auswurf wäre; auch ist das eine von ihnen dicker, das andere dünner. Inwendig findet sich an jedem Ende eine Höhlung und mitten trennt sie etwas Zusammenhängendes. In einer von beiden Höhlungen befindet sich die Feuchtigkeit. Ein anderer Theil findet sich indess in ihnen keineswegs, weder ein verrichtender, noch ein empfindender, noch, wie es früher bei den übrigen erwähnt wurde, ein Auswurfsstoff. Die Farbe der Ascidien ist aber bald gelb, bald roth."

Dieser ausführlichen Darstellung werden an anderen zerstreuten Stellen nur noch einige Einzelheiten hinzugefügt. So erwähnt Aristoteles, dass die Tethyen der Geschlechtsorgane entbehren (Von der Zeugung und Entwicklung der Thiere III. 123) und von selbst im Schlamm entstünden um die Spalten der Felsen herum (histor. anim. V. 13, 8). Unter allen festsitzenden Schalthieren haben die Ascidien und *βάλανοι* den am wenigsten ausgeprägten Geruchssinn (hist. anim. IV. 8, 19).

Ob ausser den Tethyen noch andere Tunicaten dem Aristoteles bekannt waren, lässt sich nicht sicher entscheiden. Auffallend wäre es aber, wenn ihm alle pelagischen Manteltiere, die gerade im Mittelmeere einen sehr

beträchtlichen Theil des Planktons bilden und theilweise eine recht ansehnliche Grösse erlangen, vollkommen entgangen wären. So ist denn schon mehrfach versucht worden, die eine und andere unbestimmbare Thierform der Aristotelischen Naturgeschichte auf Salpen oder Pyrosomen zu beziehen. Es sind nicht gerade viele Formen, die hier in Frage kommen können. Die drei ζῷα περιττά (IV. 7, 8) können Tunicaten nicht sein; sie werden vielmehr als eine Pennatula und Holothurie ziemlich allgemein angesehen, während das dritte Thier, welches „Schilden ähnlich, aber roth von Farbe und mit dicken Flossen" beschrieben wird, bald als Eimassen von Loligo (Joh. Müller), bald als Velella oder Porpita (Leuckart), bald als eine Nacktschnecke, Aeolis, Doris oder Idalia (Grube), oder endlich als Tethys fimbriata (Grube, Chun) gedeutet wird.

Danach bliebe nur zu untersuchen, ob nicht die Holothuria oder Pneumones gewisse Tunicaten bedeuten. Von vornherein wird freilich die Möglichkeit zugestanden werden müssen, dass unter jenen Bezeichnungen ganz heterogene Formen vereinigt waren, wie dies mehr als 2000 Jahre später für eine gleichbenannte Gattung im Linné'schen Systeme der Fall war. Die Beschreibung, die Aristoteles von jenen Wesen giebt, ist nicht gerade ausführlich. In part. animal. heisst es wie folgt: „Die sogenannten Holothurien und Pneumonen, sowie sonstige derartige im Meere unterscheiden sich von diesen (den Spongien) nur wenig durch das Freisein; sie haben nämlich keine Empfindung und leben, als wären sie losgetrennte Pflanzen" (IV. 5). Von den Holothurien wird in der Naturgeschichte der Thiere gesagt: „Viele aber sind zwar abgelöst, aber dennoch unbeweglich, z. B. Austern und die sogenannten Holothurien" (I. 1, 8). Und endlich lautet eine andere Stelle (hist. nat. V. 13, 10): „Auch die sogenannten Pneumones entstehen von selbst." Im Hinblick auf diese wenig präcisen Beschreibungen können alle Deutungen nur unsicher ausfallen.

Wohl ziemlich isolirt mit seiner Auffassung steht A. Karsch, der in der Uebersetzung „der Theile der Thiere" (p. 135) meint, es sei am wahrscheinlichsten, dass die Holothurien und Pneumones nicht Thiere bezeichnen, sondern dass „beide Wesen unter den Pflanzen zu suchen" seien. Sehr unbestimmt äussert sich Joh. Müller (No. 130)*), indem er ganz unentschieden lässt, ob Pyrosomen, Alcyonium domunculum, die leeren Eihülsenmassen von Buccinum undatum, todte Holothurien oder abgerissene Algen Aristoteles vorgelegen haben. Linné und Pallas halten die Pneumones für Salpen, was Cuvier zu widerlegen versucht; Strack bestimmt sie im Index seiner Uebersetzung des Aristoteles als eine Aplysia, während er in den Aristotelischen Holothurien eine wirkliche Holothurie zu erkennen glaubt. Grube denkt an zusammengesetzte Ascidien, an Didemnum oder Botrylloides. Gyllius, Belon und

*) Die den Autornamen beigefügten Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichniss am Schlusse des ersten Abschnittes.

Leuckart halten die Pneumones für Medusen, Chun bezieht sie auf Medusen oder Siphonophoren. In den „Holothuria“ endlich glauben Leuckart und Chun Rippenquallen erkennen zu können.

Mir scheint es nun am angezeigtesten zu sein, zur alten Linnéschen Auffassung zurückzukehren, wobei ich freilich nicht entscheiden kann, ob unter den Pneumones oder Holothuria Salpen zu verstehen seien, denn beide Ansichten lassen sich mit gleich guten Gründen vertheidigen. Offenbar stimmt es für die Salpen ebensogut wie für die Quallen, wenn man die Bezeichnung Pneumones den Pumpbewegungen entlehnt glaubt, welche die fraglichen Thiere ausgeübt hätten, um ihre Ortsveränderung auszuführen. Auch die oben angezogene Stelle (part. anim. IV. 5) kann meines Erachtens mit nicht grösserem Rechte auf Medusen als auf Salpen bezogen werden. Was andererseits die Bezeichnung Holothuria anbelangt, so hat man aus der Wortbildung geschlossen, es müsse das Thier in irgend einem Theile zur Vergleichung mit einer Vulva herausfordern. Das war namentlich für Chun Veranlassung, Aristoteles' Holothurien auf Ctenophoren und im besonderen auf Beroë zu beziehen. Bei dem vollständigen Mangel bestimmter anatomischer Merkmale in den Aristotelischen Schriften, wird der Etymologie jener Benennung ein besonderer Werth gewiss nicht abzusprechen sein. Aber ich meine, dass der Vergleich mit einer Vulva für die Ingestionsöffnung der grossen Salpenformen nicht minder nahe liegt wie für die Rippenquallen. Wie sehr dieses Verhalten hervortritt, kann man vielleicht am besten aus Forskål (No. 57) entnehmen, der auf Tafel 35 und 36 zuerst gut erkennbare Salpen abgebildet hat und ausdrücklich von Lippen des Mundes spricht. Bemerkenswerth ist in dieser Beziehung besonders Fig. A auf Taf. 35.

Mag nun auch die Deutung der Holothurien oder Pneumones als Salpen zutreffend sein, so bleibt doch als eine bemerkenswerthe Thatsache zu verzeichnen, dass die Zoologen der Renaissance, die sich eng an Aristoteles anschliessen, von Gesner's problematischem Pudendum abgesehen, die Salpen nicht kennen und unter Holothurien und Pulmones ganz andere Formen verstehen.

Die oben mitgetheilten Stellen beweisen, dass Aristoteles eine ganze Reihe Einzelheiten über den Bau und die Lebensgeschichte der Tethyen bekannt waren. Erwägt man, mit welcher Langsamkeit erst fast zweitausend Jahre später von den Zoologen der Renaissance einzelne neue und zum Theil unrichtige Beobachtungen den Angaben des Aristoteles hinzugefügt werden, und dass erst in einer langen Reihe Arbeiten verschiedener Forscher so viel neue Thatsachen vorgebracht erscheinen, um in ihrer Bedeutung mit jenen ersten Mittheilungen verglichen werden zu können: so wird man auch dem Aristoteles nicht die Entdeckung aller Thatsachen, die er über seine Tethya mittheilt, zuschreiben dürfen. Auf wen aber die einzelnen Angaben zurückzuführen sein mögen, das entzieht sich vollständig unserer Kenntniss. Nur so viel lässt sich feststellen, dass in mehreren älteren Schriften die Bezeichnung τήθεα oder τήθη für

eine bestimmte im Meere lebende Thierform, welche den späteren Schalthieren der hist. anim. nahe stehen müsste, vorkommt.

Die älteste Quelle ist **Homer's Ilias** (16. 747), wo Patroklos die τήθεα als essbare Seethiere nennt:

εἰ δή που καὶ πόντῳ ἐν ἰχθυόεντι γένοιτο,
πολλοὺς ἂν κορέσειεν ἀνὴρ ὅδε τήθεα δίφων.

Auf diese Homerische Stelle wird auch später im Athenaeus I. 13. D. mit fast denselben Worten angespielt.

Gewöhnlich wird hier τήθεα mit Austern übersetzt oder doch wenigstens diese Form als eine den Austern ganz nah verwandte angesehen. Da nirgend in den späteren voraristotelischen Schriften eine genauere Beschreibung der τήθεα gegeben ist, lässt sich natürlich nicht mit Sicherheit erweisen, dass diese mit den τήθυα des Aristoteles identisch sind. Es wäre ja möglich, dass die gleiche Bezeichnung auf eine andere Thierform allmählig übergegangen wäre und dass mit diesem Worte ursprünglich Austern, von Aristoteles aber Ascidien benannt worden seien. Doch ist das nur sehr wenig wahrscheinlich, und es widerspricht auch nichts der Annahme, dass die Homerischen τήθεα und die der Späteren Ascidien gewesen seien. Wenn jene als essbar genannt werden, so wissen wir, dass auch heutzutage manche Ascidien regelmässig auf die Fischmärkte der Städte am Mittelmeer kommen und von der ärmeren Bevölkerung gegessen werden. Wenn die τήθεα ferner als den Muscheln ähnlich bezeichnet werden, so darf man wohl darauf hinweisen, dass auch Aristoteles, dessen Blick für Verwandtschaftsbeziehungen zwischen verschiedenen Thierformen ausserordentlich viel schärfer war als bei seinen Vorgängern, die Tethya für Schalthiere hält, obwohl er die mannigfachen Unterschiede nicht übersieht.

In einer ähnlichen systematischen Stellung, das heisst mit anderen niederen Seethieren und namentlich Testaceen werden die τηθυάζια von **Epicharmus** genannt. Die betreffende Stelle aus diesem altgriechischen Schriftsteller aus dem Anfange des fünften Jahrhunderts v. Christ. ist nur im Athenaeus (III. 85. C) erhalten. Eine Beschreibung jener Form wird nicht gegeben, aber es handelt sich wohl sicher um dasselbe Thier, das Homer erwähnt hat, und das etwas verschieden lautende Wort wird lediglich als ein Diminutiv von τήθυα angesehen.

Es möge an diesem Orte gleich noch eine dritte Stelle Erwähnung finden, an welcher im **Athenaeus** (200 n. Christ.), die τήθη genannt erscheinen. Im Anschlusse an die Besprechung anderer niederer Seethiere und Schalthiere heisst es (III. 88. A): τὰ δὲ τήθη παραπλήσια τοῖς προειρημένοις, καὶ πολυτροφώτερα.

Vor Aristoteles nennt ferner noch **Aristophanes** (455—387 v. Christ.) in seiner Komödie Lysistrate die Tethen, in einer Weise, dass man annehmen muss, es seien diese Thiere allgemein bekannt. Ihr Name scheint ein Schmähwort zu bedeuten:

ὦ τηθῶν ἀνδρειοτάτη καὶ μηριδίων ἀκαληφῶν. (v. 549.)

Von den naturhistorischen Werken des Alterthums nach Aristoteles kommt hier nur die Naturgeschichte des **Plinius** in Betracht, in welcher an mehreren Stellen die Ascidien unter dem Namen Tethea erwähnt sind. Eine Beschreibung ihres anatomischen Baues wird aber nirgend gegeben, so dass die Identität mit den Aristotelischen Tethyen eigentlich nur aus der Uebereinstimmung des Namens erschlossen werden kann. Plinius behandelt fast ausschliesslich die therapeutische Bedeutung der Tethea, über welche sich bei Aristoteles keinerlei Mittheilungen finden. In dieser Beziehung heisst es 32 cap. 10. 117: „Für Kachektische, deren Körper abmagert, sind Tetheen mit Raute und Honig wohlthuend.“ Wohl nur im Hinblick auf die Vergleichung der Tethyen mit Spongien in Aristoteles' part. anim. nennt Plinius die Tethea mehr eine Art Schwämme als Fische: „Die Tetheen helfen gegen Leibschmerzen und Aufblähungen. Sie finden sich an den Blättern der Seekräuter, saugend, und sind in der That mehr eine Art Schwämme als Fische. Sie lösen auch den Stuhlzwang und heilen Nierenleiden“ (32. cap. 9. 99). An einer anderen Stelle dagegen wird die Tethea, so wie sie auch Aristoteles zu den Schalthieren rechnet, als similis ostreo bezeichnet: „Seitenschmerzen lindern geröstet eingenommene Hippocampen oder die den Austern ähnliche Tethea, als Speise genossen“ (32. cap. 9. 93).

Die Aristotelischen Pneumones werden im Plinius als Pulmones mehrfach genannt; und obwohl eine Anzahl neuer Merkmale für diese Formen angegeben sind, bleibt doch immer noch ihre Zurückführung auf Salpen in hohem Grade unsicher. Die wichtigsten Angaben über die Pulmones sind folgende: „Seelungen auf offenem Meere verkünden einen mehrtägigen Sturm“ (18. cap. 35). „Reibt man Holz mit einer Seelunge, so scheint dieses zu brennen, so dass ein Stock, auf diese Art bestrichen, vorleuchtet“ (32. cap. 10). Diese letztere Angabe hat Strack dazu veranlasst, die Pulmones auf Aplysien zu beziehen, doch wird man freilich die Gründe für nicht überzeugungskräftig halten dürfen. In Wasser gekochte Seelungen sollen (32. cap. 9) Blasenleidenden wohlthuend sein, und an einer anderen Stelle (32. cap. 10) werden die Seelungen als ein Heilmittel für gewisse Frauenleiden genannt und dann wieder als ein Haarvertilgungsmittel angeführt. Daher rührt wohl die Erzählung in Aelian's Thiergeschichten (13. 27): „Dasselbe (ein glattes Kinn) bewirkt der Krampffisch und die Seelunge. Denn wenn man das Fleisch dieser Thiere in Essig auflösen lässt, und das Kinn damit bestreicht, so werden die Haare dadurch vertrieben.“

Endlich muss ich noch zwei Formen erwähnen, welche bei Plinius genannt werden und als Tunicaten gedeutet wurden: die Uva marina und den Cucumis marinus. Unter den gleichen Namen wurden 1555 von Rondelet zwei Thiere beschrieben, von denen das eine, wie weiter unten auseinandergesetzt werden soll, sicher eine Synascidie, das andere wahrscheinlich ein Pyrosoma ist. Rondelet hält die von ihm untersuchten Formen für identisch mit denen des Plinius. Für den Cucumis marinus

mag das vielleicht nicht unwahrscheinlich sein, dass aber ein Botryllus für eine „Meertraube" angesehen worden sein sollte, halte ich für kaum denkbar. Die Beschreibung im Plinius ist freilich nur sehr kurz gehalten und bezieht sich in nichts auf den inneren Bau der fraglichen Formen, vielmehr geht aus der unten angeführten Stelle hervor, dass es sich lediglich um eine ganz äussere Formähnlichkeit mit einer Traube, beziehungsweise Gurke handelt. „Dass sich aber wirklich dort (im Meere) Ebenbilder von allen Dingen und nicht allein von Thieren finden, ergiebt sich daraus, dass man auch Trauben, Schwerter, Sägen, ja eine Gurke hier zu sehen bekommen kann, die an Farbe und Geruch einer gewöhnlichen gleicht, so dass wir uns umsoweniger wundern dürfen, wenn wir aus kleinen Schneckenschalen Pferdeköpfe hervorgehen sehen" (9. cap. 2). Auch eine zweite Stelle (32. cap. 10), an welcher die Uva marina genannt wird, ist nicht geeignet, eine sichere Deutung zu ermöglichen. Denn es heisst dort nur: „Ein in Wein getödteter Mullus oder der Fisch Rubellio, zwei Aale und die in Wein geweichte Uva marina sollen denen, die davon trinken, den Wein zuwider machen."

Während der Zeit des vollständigen Stillstandes zoologischer Forschungen im ganzen Mittelalter ist natürlich ein Fortschritt in den Kenntnissen über Tunicaten nicht zu erwarten. Ich habe nirgends auch nur eine einzige, wichtigere, neue Angabe über die Anatomie oder die Lebensgeschichte der Tunicaten auffinden können und Mühe genug gehabt, in einigen Stellen überhaupt eine verschwommene und abgekürzte Wiederholung der alten Aristotelischen Mittheilungen über die Tethya wiederzuerkennen.

Zu erwähnen ist zunächst an dieser Stelle **Avicenna's** Werk „De animalibus", welches nur einen freien Commentar zu den Werken des Aristoteles darstellt. Ein grosses naturhistorisches Werk Ibn Sina's*) (Avicenna ist die hebraisirte Form dieses Namens), welches die gesammten Schriften des Aristoteles behandelt, ist verloren gegangen. Jener kleinere Commentar ist von Michael Scotus aus dem Arabischen ins Lateinische übersetzt und 1508 gedruckt worden. Die Eintheilung in die einzelnen Bücher entspricht genau der Aristotelischen. Zuerst stehen die zehn Bücher der Naturgeschichte der Thiere, dann folgt De part. anim., und den Schluss bilden die fünf Bücher von der Zeugung. Die Ascidien müssten dementsprechend im 4. und 14. Buche besprochen sein. In der That finden sich im 4. Buche und zwar in dem „De anatomia animalium aquaticorum et de membris anulosorum" überschriebenen Capitel einige Bemerkungen, welche sich auf Ascidien beziehen: „et quaedam sunt (testacea), quae habent testam totam unius naturae . . . . . habent foramen in testa sua: per quod eiciunt suam superfluitatem" (p. 7.). Die

*) Abu Ali el-Hosein ben Abdallah el Scheich el Reis Ibn Sina geb. 980 gest. 1037.

oben angeführte Hauptstelle über Ascidien bei Aristoteles führt aber Avicenna nicht an. Sie scheint ihm nicht wichtig genug, und auch die Beschreibung der übrigen Testaceen giebt er nur in abgekürzter Weise: „Et Aristoteles dixit in prima doctrina anatomiam et similitudines harum specierum, et nos desideravimus abreviationem eius“ (p. 7.).

Weit ausführlicher als Avicenna behandelt die Tunicaten **Albertus Magnus** (De animalibus libri vigintisex. 1495 gedruckt in Venedig). Der Inhalt der 19 ersten Bücher entspricht genau — so wie es bei Avicenna der Fall ist — den einzelnen Abschnitten der Aristotelischen Schriften, und die Tethyen sind daher im 4. und 14. Buche behandelt. Die wichtigste Stelle findet sich im 4. Buche, wo die Tethyen im Anschlusse an die Seeigel besprochen sind. Die Beschreibung des anatomischen Baues ist lediglich eine Wiederholung aus Aristoteles; nur die Egestions- und Ingestionsöffnung sind schärfer bestimmt, und ferner weicht Albertus darin von seinem Vorgänger ab, dass er nur einen inneren Hohlraum kennt, wo dieser zwei beschreibt. Aus der Vergleichung des nachfolgenden Citates mit dem oben (p. 2) angeführten Schlussabschnitte aus der hist. anim. IV. 6 ist das ohne Weiteres zu entnehmen. Unsicher scheint nur, ob von Seiten Albertus' ein einfaches Missverständniss vorliegt, oder ob der Gegensatz auf eine Textverschiedenheit der arabisch-lateinischen Uebersetzung des Aristoteles, welche Albertus benutzt hat, zurückzuführen ist: „Per unam enim illarum (viarum) recipit cibum et per aliam ejicit ipsum: et una earum est spissa et alia subtilis per quam ejicit. Interius est profundum: et in illo profundo est humidum nutrimentale ipsius“ (p. 59).

In getreuer Uebersetzung — einige unbedeutende Abweichungen abgerechnet — trifft man im 14. Buche die bekannte Stelle aus part. anim. IV. 5, die ich oben (p. 1) in wörtlicher Uebertragung angeführt habe und die von der Planzenähnlichkeit der Ascidien handelt. Albertus beginnt seine Erörterung mit folgenden Worten: „Animal marinum quod grece tytos vocatur non diversificat ab arboribus nisi parum“ (p. 147). Das betreffende Capitel hat er „de interioribus eorum, quae sunt media inter animal et arbore“ überschrieben.

Ausser diesen beiden Hauptstellen wird noch an einigen anderen Orten auf die Ascidien angespielt, ohne dass aber irgend eine neue Thatsache vorgebracht würde. Schon Aldrovandi (No. 23) hat 1606 bei der Beschreibung der Rondelet'schen Mentulae marinae, von denen die eine Form eine Monascidie darstellt, behauptet: „Mentulae marinae meminit Albertus.“ Die eine Stelle, die er aus Albertus anführt, bezieht sich jedoch zuverlässig nicht auf eine Ascidie, sondern auf eine Pennatula, die bereits Aristoteles unter den *ζῷα πεφυτά* nennt: die andere bleibt in ihrer Deutung unsicher.

2. Die Tunicaten in den encyklopädischen Darstellungen der Zoologen der Renaissance.

Zu Beginn der neueren Zeit, als Vorläufer der bedeutsamen Werke Rondelet's, Belon's, Gesner's und Aldrovandi's erschienen einige zoologische Arbeiten, in welchen auch der Tethyen gedacht wird. Sie sind fast ausschliesslich compilatorischen Inhalts, und namentlich Plinius ist es, welcher mit Vorliebe herangezogen wird. Aber auch die Uebersetzung des Aristoteles durch Theodorus Gaza wird bereits vielfach benützt, wenn freilich auch noch nicht in der ausgiebigen Weise, wie es durch die späteren zoologischen Encyklopädisten geschieht.

Als ersten nenne ich hier **Nic. Marescalcus Thurius** (Historia aquatilium latine ac grece cum figuris 1520). Die Holzschnitte, die auf besonderen Tafeln beigefügt sind, sind durchwegs sehr ungenügend ausgeführt und zeigen zum Theil ganz phantastische Formen, so dass das harte Urtheil, das Gesner in der Einleitung zum vierten Buche seiner historia animalium darüber ausspricht, vollständig gerechtfertigt ist. Von Tethyen wird keine Abbildung gegeben, und die Darstellung beschränkt sich auf folgende Worte: „Thetya, *θετυα*, similia sunt ostreae ut scribit idem (Plinius) libro eodem (32), quae torminibus et inflamationibus succurrunt, inveniunturque in foliis marinis sugentes, fungorum verius generis quam piscium. Et cacheticis quorum corpus macie conficitur utilia esse Thetya cum ruta ac melle idem libro eodem annotavit" (p. MIII).

Etwas später behandelt **Gyllius,** freilich nur sehr wenig eingehend, die Tethyen. Sehr fühlbar macht sich der Mangel jeglicher Abbildungen bemerklich, besonders bei den Formen, bei welchen die von den Schriftstellern des Alterthums gegebene Beschreibung zu einer Bestimmung nicht ausreicht. In seinem Hauptwerke (Ex Aeliani historia latini facta 1533), in dessen Index die Thiere in Terrestria, Aquatilia und Volucres getheilt werden, finde ich nirgend Tunicaten erwähnt, dagegen sind die Tethyen in dem gleichzeitig erschienenen „Liber summarius de gallicis et latinis nominibus piscium Massiliensium" aufgeführt. (Cap. 96. p. 584.) Sie werden Tubera oder Calli genannt, und bemerkenswerth ist eigentlich nur, was über die Synonymie der Namen gesagt wird: „Holothuria, quae et Tethia vocantur, Theodorus vertit Tubera, et Callos, et Vertibula: et Tubera quidem, quod sic nullis fibris, quemadmodum tubera terrena nitantur: ac Callos, quod callosa materia tegantur." Neue Angaben über den Bau oder die Lebensgeschichte dieser Formen werden keine gemacht. Obwohl es nicht ausdrücklich erwähnt wird, lässt sich doch aus dem Orte des Werkes, an welchem die Tethyen genannt sind, mit einiger Wahrscheinlichkeit schliessen, dass Gyllius sie für Zoophtyen hält. Bei den Schwämmen wenigstens, welche kurz vorher behandelt worden sind, heisst es: „Plinius Urticam et Spongiam numerat inter *ζωόφυτα*, hoc est, si quid Theodoro dignum conari audet, Plantanimalia, quae nec animalium, nec fruticum,

sed temperatam ex utroque naturam habent.“ Es ist diese Stelle wegen des Vorkommens des Wortes *ζωόφυτα* nicht ohne Bedeutung. Wohl allgemein und, wie man nunmehr sieht, mit Unrecht wird Wotton als derjenige genannt, welcher fast zwanzig Jahre später (1552) die Bezeichnung Zoophyten in die zoologische Wissenschaft eingeführt hat, obwohl, wie namentlich Blainville (Zoophytes. Dictionnaire des Sciences naturelles. Bd. 60, p. 4 u. fg.) und später besonders überzeugend Leuckart (No. 135) nachgewiesen haben, der Name nicht von ihm herrührt, sondern zu jener Zeit allgemein gebräuchlich war. Wer allerdings diese Bezeichnung zuerst angewendet hat, das ist bisher nicht sicher gestellt.

Uebrigens ist Gyllius nicht der einzige Zoologe vor Wotton, bei welchem ich die Benennung „Zoophyten“ angetroffen habe. Adam Lonicer (Naturalis historiae opus novum 1551), in dessen Werk allerdings der zoologische Theil gegenüber dem botanischen sehr zurücktritt, hat ebenfalls die Zoophyten bereits gekannt und charakterisirt sie mit den gleichen Worten wie Gyllius und die späteren zoologischen Encyklopädisten: „*ζωόφυτα*, hoc est, quae nec animalium nec fruticum naturam, sed ex utroque temperatam habent“ (p. 307); die Tethyen erwähnt er nicht.

—

Um die Mitte des sechzehnten Jahrhunderts erschienen in rascher Folge eine Anzahl systematischer Werke, welche sämmtlich fast alle damals bekannten Thierformen behandelten. Das erste derselben ist **Ed. Wotton's:** De differentiis animalium libri decem, das 1552 in Paris herausgegeben wurde. Die Aristotelischen blutlosen Thiere erscheinen hier in schärferer systematischer Anordnung eingetheilt in Insecta, Mollia, Crustata, Testata und Zoophyta. Als den letzteren zugehörig nennt Wotton an erster Stelle die Tethya. Bei ihrer Beschreibung schliesst er sich so vollständig an Aristoteles und Plinius an, dass ich den Zweifel nicht unterdrücken kann, ob er eine hierher gehörende Form überhaupt selbständig untersucht habe. Wichtig auch für die Charakterisirung der ganzen Zoophytengruppe ist namentlich folgende Stelle, die zugleich die völlige Abhängigkeit Wotton's von Aristoteles' Anschauungsweise in deutlichster Weise zeigt: „Sunt animalia quaedam exclusa omnino iis quae in genera divisimus: quae scilicet ancipiti natura sunt: neque enim in iis perfectum animal est, neque planta. Quae enim holothuria vocantur atque pulmones et plura eiusmodi, alia in mari, parum a plantis differunt sua ipsa absolutione: vivunt enim sine ullo manifesto sensu perinde ac plantae absolutae. In his tethya parum sua natura a plantis differunt, ut videantur plantae quaepiam marinae, aut fungi. Propius tamen ad animalium naturam accedunt quam spongia. In hoc certe cum plantis convenit: quia non nisi adhaerendo vivit. Sed cum aliquid habeat carnis, sensum aliquem habere videri potest: sed olfactum tamen minime habere cernitur“ (p. 218).

Er fügt hinzu, dass sich die Tethyen häufig bei Smyrna finden, in Egypten dagegen fehlen, eine Angabe, die — wie ich Gesner's Historiae animalium liber IV. p. 1146 entnehme — von Xenocrates herrühren soll. Als weitere Zoophytenformen werden die Holothurien, Stellae marinae, Pulmones, Urticae (= Akalephen des Aristoteles) und Spongien angeführt, Thiere also, die Aristoteles als Uebergangsformen von den Pflanzen zu den Ostrakodermen betrachtet, ohne allerdings für sie eine besondere Classe und einen gemeinsamen Namen geschaffen zu haben. Ein Unterschied besteht nur in der Stellung der Tethya, welche Aristoteles den Schalthieren, Wotton den Zoophyten zurechnet. Auch die Gruppe der *ζῷα περιττά* der Naturgeschichte der Thiere (IV. 7) erscheint in Wotton's System, allerdings mit völlig verändertem Inhalte. Am Schlusse des Werkes heisst es im 252. Capitel: „Praeter haec quae diximus animalia, sunt purgamenta aliqua relatu indigna, et algis potius annumerenda quam animalibus" (p. 220). Die Diagnosen der unter den „Purgamenta" aufgeführten Formen sind jedoch so kurz gehalten, dass ihre sichere Bestimmung nicht möglich erscheint. Einige derselben gehören sicher dem Pflanzenreiche zu.

Ein Jahr später als Wotton hat **Belon** die „Vertibula sive Tethya" in einem kleinen Capitel seines Werkes: „De aquatilibus libri duo cum eiconibus ad vivam ipsorum effigiem, quoad eius fieri potuit" behandelt. Mir scheint der betreffende Abschnitt einer der schwächsten des ganzen Buches zu sein. Die beiden Abbildungen, die von einer Vertibula integra und V. aperta gegeben werden, sind so unfertig ausgeführt und stimmen so wenig mit dem beschreibenden Texte überein, dass Zweifel darüber entstehen konnten, ob Belon wirklich Ascidien vor sich gehabt habe. Cuvier (No. 86) und nach ihm Chun (No. 144, p. 15) halten wohl nur auf Grund der Abbildungen Belon's Tethyen für Alcyonien, und auch Leuckart (No. 135, p. 93) meint, dass unter dem Namen Tethya „mehr Alcyonidien als einfache Ascidien beschrieben werden". Ich glaube aber auf Grund des beschreibenden Textes, dass Joh. Müller (Geschichtl. und krit. Bemerk. über Zoophyten und Strahlthiere, p. 91) im Rechte ist, wenn er gegenüber Cuvier die Tethyen Belon's für echte einfache Ascidien erklärt. Ob er mit der Artbestimmung als Ascidia microcosmus das Richtige getroffen habe, möchte freilich zweifelhaft erscheinen.

Aus der Beschreibung, die Belon giebt, möchte ich nur auf folgende Stelle hinweisen: „Forti callo saxis affiguntur, atque inter testam et corium duritiem habent, praeduri bubuli tergoris persimilem. Hinc propria appelatione calli a tergoris callosa duritie nominantur." Erwähnt wird weiter das Wasserspritzen und der Verkauf der Thiere auf dem Fischmarkte in Venedig. Wiederholt werden ferner mehrere Angaben des Aristoteles aus der „Naturgesch. der Thiere" und den „Theile der Thiere", und ebenso finden sich Beziehungen auf Mittheilungen des Plinius über die Bedeutung der Tethea als Heilmittel.

Im System fügt Belon, wie vor ihm Wotton, die Tethya den Zoophyten „hoc est, ancipitis naturae exanguibus, ab animalibus et plantis differentibus“ ein. Diesen rechnet er weiter noch zu die Pollicipedes, Holothurien und Spongien. Die beiden letzten Gruppen beschreibt er in vollständiger Anlehnung an die alte Aristotelische Darstellung, ohne irgend etwas Wesentliches hinzuzufügen. Belon's Zoophyten umfassen also ganz andere Thierformen als die Zoophyten der Autoren unseres Jahrhunderts. Die ihm bereits bekannten Cölenteraten bringt er grösstentheils in ganz anderen Classen und Gruppen unter. Die Aktinien, deren Identität mit den Akalephen des Aristoteles von Belon mit Recht behauptet wird, zählt er als „Urticae marinae“ der Classe der „Mollia“ zu. Andere freischwimmende Cölenteraten finden sich mit einer Anzahl abenteuerlicher, gar nicht mehr bestimmbarer Formen, mit einigen Fischen und Asseln als „dejectamenta marina“ vereinigt. Offenbar wusste Belon nicht, die betreffenden Formen in den schärfer definirten Classen der Mollia, Crustata, Testacea oder Zoophyta unterzubringen. Doch fällt die Gruppe der Dejectamenta marina durchaus nicht vollkommen mit den περιττά des Aristoteles oder Wotton's „Purgamenta“ zusammen, obwohl ihre Aufstellung vielleicht durch seine Vorgänger veranlasst sein mochte.

Einen wesentlichen Fortschritt in der Kenntniss der Tunicaten bilden die Arbeiten **Rondelet's.** Nicht nur, dass er eine neue solitäre Ascidie beschreibt (Mentula marina) und von ihr die beste Abbildung liefert, die wir aus dieser ganzen Periode überhaupt besitzen, so erweitert er auch die Formenkenntniss durch die Beschreibung der zusammengesetzten Ascidien (Botryllus, als Uva marina bezeichnet). Doch ist ihm die Uebereinstimmung sowohl der Mentula als der Uva mit den übrigen Tethyen ebenso entgangen wie später Gesner und Aldrovandi. Endlich ist es nicht unwahrscheinlich, dass ihm bereits die Pyrosomen bekannt waren, eine Annahme, die freilich nicht unbestritten ist, wie weiter unten auseinandergesetzt werden wird.

Die zwei ersten Classen der wirbellosen Thiere, die Mollia und Crustacea, behandelt er mit den Fischen in seinem 1554 erschienenen Werke „De piscibus marinis“. Nur beiläufig will ich erwähnen, dass er, so wie vor ihm bereits Belon, die Aktinien und Medusen als Urticae den Mollia zurechnet, während sie Wotton und später Aldrovandi in richtigerer Erkenntniss den Zoophyten einordnen. Ein Jahr später bespricht er in seiner „Universae aquatilium historiae pars altera“ die Testacea und in einem Abschnitte die Insekten und Zoophyten, „quae dicuntur ἔντομα et ζωόφυτα“. Unter diesen nun erscheinen neben verschiedenen Würmern, Seesternen, Hippocampus, Oniscus, Spongien, Bryozoen (Retepora als Eschara beschrieben), neben einer Holothuria, einer schalenlosen Carinaria (als Holothuria altera erwähnt) auch die Ascidien.

Bei der Beschreibung der Tethyen schliesst er sich eng an Aristoteles an und erwähnt auch die Angaben des Plinius. Eigene Beobachtungen werden nur wenige vorgebracht: so berichtet er, dass die Thiere nicht nur

auf Felsen, sondern auch auf Muschelschalen festsitzen und dass sie das Wasser ausspritzen, wenn man sie mit den Fingern drückt. Weiter heisst es: „Testa extra fusca inaequalis et rigida, intus argentea, laevis. Tethyorum caro membrana alba involuta ventriculi formam refert, rotundam scilicet et oblongam, meatus crassior et amplior gulae proportione respondet, alter minor podici“ (p. 127, 128). Die beiden Abbildungen, welche im Holzschnitt beigefügt sind, sind nun leider nicht geeignet, eine nähere Diagnose zu ermöglichen; ja es scheint sogar fraglich, ob sie überhaupt nach Ascidien entworfen wurden oder, wie Leuckart (No. 135, p. 96) meint, nicht vielleicht Alcyonidien darstellen*).

Als altera Mentula marina ist die Phallusia mammillata beschrieben und in einem sehr deutlichen Holzschnitt, welcher das Ausspritzen des Wassers aus beiden Oeffnungen zeigt, dargestellt (p. 129). Die Abbildung der ersten Art Mentula dagegen ist nicht sicher zu deuten, am wahrscheinlichsten ist es wohl, dass, wie schon von anderer Seite hervorgehoben wurde, eine Holothurie vorliegt. Der beschreibende Text beseitigt nicht allen Zweifel: „Corio enim duro constat, ut Tethya. Quum vivit intumescit ac distenditur, post mortem flaccessit. Foramina duo habet, quibus aquam trahit et reiicit. Partes internae indiscretae sunt“ (p. 128). Entscheidend wäre die Lage der Oeffnungen, über welche jedoch weder aus der Abbildung noch aus der Beschreibung etwas Sicheres zu entnehmen ist.

Als Uva marina wird weiterhin zum ersten Male eine zusammengesetzte Ascidie beschrieben, die wohl sicher ein Botryllus ist. Die um je eine Kloakenöffnung des Mantels gruppirten Individuen sind in der Abbildung ausserordentlich deutlich zu erkennen: „sed eam Uvam intelligi opinor, quae hic depingitur, quae externa in parte uvae flores optime expressos refert“ (p. 130). Rondelet bezieht sich auch auf die Uva marina des Plinius, welche jedoch, wie ich oben bereits erwähnt habe, mit zusammengesetzten Ascidien kaum etwas Gemeinsames haben dürfte.

Auch das Malum insanum marinum, welches Rondelet im Anschlusse an die Uva marina beschreibt, wäre ich sehr geneigt auf eine Synascidie zu beziehen. Die Darstellung wenigstens legt eine solche Deutung nahe, denn es heisst p. 131: „Uvae marinae species quibusdam videri posset, sed quia flores uvae nullos refert, verum foliorum potius, vel plumarum forma, quia etiam pediculo differt, dilucidioris distinctionis gratia ab uva marina secrevimus, et a similitutine mali eius terrestris, quod oblongius est (nam est et alterum rotundius) malum insanum appelavimus. Facultate ab uva marina non differt.“ Im Gegensatze zu dieser Darstellung zeigt aber die Abbildung, ganz ähnlich wie für die Uva marina, zahlreiche ovale Figuren, welche sehr wohl auf Systeme, in welchen die Einzelindividuen angeordnet sind, bezogen werden könnten. Die Gestalt des

*) Salpen aber, wie Spix (Geschichte und Beurtheilung aller Systeme in der Zoologie. 1811, p. 654) annimmt, kann ich in ihnen keinesfalls erkennen.

gesammten Stockes ist aber freilich etwas eigenthümlich infolge des „Pediculus", der aber vielleicht nur einen Fremdkörper darstellt, dem die Colonie aufsitzt. Sieht man von diesem Stiele ab, so besteht eine nicht zu verkennende Aehnlichkeit mit Botrylloideen und auch anderen Synascidien, deren Systeme länglich runde Formen aufweisen. Doch darf ich nicht unerwähnt lassen, dass ältere Deutungen des Malum insanum Rondelet's sich in einer ganz anderen Richtung bewegen. Blainville vermuthet ein Alcyonium mit unvollständig zurückgezogenen Polypen, Leuckart ein aufgeblähtes Veretillum.

Die Deutung des Rondelet'schen Cucumis marinus als ein Pyrosoma, die Leuckart (No. 135. p. 97) zu geben versucht, scheint mir namentlich auf Grund des beigefügten Holzschnittes zutreffend zu sein. Chun's (No. 144. p. 16) Auffassung dagegen, dass hier die erste Abbildung einer Rippenqualle und zwar einer Beroë vorliege, halte ich nicht für genügend begründet; wahrscheinlicher ist dann vielleicht noch Ludwig's Ansicht (Echinodermen, in Bronn p. 14), dass unsere Cucumaria Planci gemeint sei. Der beschreibende Text trägt nicht viel dazu bei, die Unsicherheit in der Deutung zu beseitigen. Wenn sich Rondelet auch auf Plinius bezieht, so ist damit nichts gewonnen, da wir über dessen Cucumis marinus gar nichts wissen. Es wird erwähnt, dass die fragliche Form in Geruch und Farbe dem „cucumeri terrestri similis est", und dann heisst es „Digiti est crassitudine et longitudine, tuberculis aliquot aspersis, veluti in cucumere terrestri parvo. Partes internas indiscretas habet" (p. 131). Die tuberculi würden, wenn die Deutung als Pyrosoma richtig ist, den grössten besonders hervorragenden Einzelindividuen des Stockes entsprechen. Dass ohne die Zuhilfenahme eines Vergrösserungsglases die Zusammensetzung der betreffenden Form aus zahlreichen, gleich gestalteten Individuen nicht erkannt wurde, kann hier ebenso wenig auffallen wie bei der Uva marina; galten doch noch in den ersten Jahren unseres Jahrhunderts Synascidien und Pyrosomen fast allgemein als einfache Thiere.

Bald nach Rondelet hat **Conrad Gesner** die damals bekannten Tunicaten behandelt. In seinem Hauptwerke (Historiae animalium liber IV. 1558) wird die speciellere systematische Uebersicht durch die lexikographische Anordnung ausserordentlich erschwert. So wird denn auch der einfachen Ascidien an zwei ganz verschiedenen Stellen Erwähnung gethan; einmal im Abschnitte „De Tethyis" p. 1143 u. fg. und dann im Capitel „De Pudendo marino sive Mentula marina" p. 892. Die nahe Verwandtschaft und Zusammengehörigkeit der Rondelet'schen Mentula altera und der Aristotelischen Tethyen ist ihm sowie später noch Aldrovandi und Jonstonus vollständig entgangen. Viele oder besonders bemerkenswerthe neue Thatsachen werden nicht vorgebracht, dagegen die Angaben seiner Vorgänger mit philologischer Gelehrsamkeit und umfassender Kenntniss der Literatur kritisch erörtert. Aeussert sich doch Gesner über seine Arbeitsweise selbst, wie V. Carus in seiner „Geschichte der

Zoologie" übersetzt, mit folgenden Worten: „Ich habe gesucht, es so sorgfältig zu machen, dass man auf andre Schriftsteller über dieselben Dinge nicht mehr zurückzugehen nöthig haben wird, sondern überzeugt sein kann, in einem Bande alles darüber Geschriebene, gleichsam in einem Buche eine ganze Bibliothek zu besitzen."

Im Artikel Tethya finde ich eigentlich nur die Einführung deutscher Benennungen neu: „Tethyorum germanicum nomen facio: Sprützling, quod eis compressis aqua, tamquam per syringem aut siphonem, exilat, vel Mägling, quod caro eorum ventriculi figuram prae se ferat, vel Schwämmling, quoniam et Veneti Spongias aut Spongiolas appellant" (p. 1146). Bezüglich des Nutzens für den Menschen heisst es: „Tethya rubea cibo idonea sunt: pallida vero seu lutea, amarulenta: Massarius tamquam ex Aristotele, apud quem nihil tale legisse memini."

Als Pudendum marinum sive Mentula marina (p. 892) sind eine Reihe ganz verschiedener Formen zusammengefasst. Nicht nur, dass Gesner den ganz verschiedenen Bau der beiden Mentulaarten des Rondelet nicht erkennt, so fügt er diesen als eine dritte Form noch Belon's „Genitale marinum" hinzu, welches die älteste Holothurie ist, von der wir in der zoologischen Literatur überhaupt eine zutreffende Darstellung besitzen. Weiterhin beschreibt er ein neues Pudendum: „Misit ad me aliquando Cornelius Sittardus, cum aliis quae Romae nactus erat picturis, pudendum aliqua ex parte simile illi quod secundo loco Rondeletius dedit, colore luteo subviridi. Massa quaedam informis videtur, retrorsum ubi crassior altiorque est, veluti cornu parvum, rugosum, extenditur: opposita pars humilior ceu in glande foramen ostendit, idque rubicundi coloris, si pictor non fallit. Hoc in Italia prope Romam raro capi, nec esui esse aiunt" (p. 894). Eine Abbildung dieser fraglichen Form wird erst später gegeben (Fischbuch. p. 154. b. 1598); sie ist aber so wenig naturgetreu, dass die Deutung unsicher bleibt. Leuckart (No. 135. p. 96) hält dieses Pudendum für eine Salpa maxima, eine Auffassung, die in der That sehr bestechend erscheint.

Endlich rechnet Gesner hierher eine neue Form, das Epipetrum, von welchem ihm ebenfalls Corn. Sittardus, der auch Aldrovandi vielfach Abbildungen geliefert hat, Zeichnungen zugesendet hatte. Er beschreibt es so: „Massa quaedam est informis, spongiosae et cavernosae substantiae, sex digitos longa sesquidigitum lata: inaequalis et tuberosa, multis ceu acetabulis compacta: colore partim nigricans, partim rubescens, et albicans alicubi. Hanc apud me picturam Bellonius videret, pudendum marinum sibi videri dicebat. Nasci puto circa petras maris eisque haerere: ut inde aliqui epipetron nominare voluerint. Sed Zoophytum hoc est" (p. 894). Auf p. 1287 wird in den Paralipomena eine Abbildung gegeben, die später auch Aldrovandi reproducirt. Wahrscheinlich ist damit eine Holothurie gemeint, wie das auch Leuckart für das Epipetron Aldrovandi's annimmt, welches sich von dem Gesner's, nach der Abbildung zu schliessen, nur sehr wenig durch eine schlankere Form unterscheidet.

Von den übrigen Formen der älteren Autoren werden der Cucumis marinus und die Uva marina vollkommen im Anschlusse an Rondelet besprochen. Bei dieser letzteren heisst es „Haffguffe in Oceano Germanice dictum“ (p. 1248).

In der deutschen Ausgabe des Fischbuches (1598) sind alle Tunicaten im 15. Abschnitte des ersten Buches behandelt, der die Ueberschrift trägt: von allerlei Muscheln und Schneckfischen. Diese Thiergruppe erscheint hier weit umfangreicher als die Testacea bei Aristoteles, denn sie umfasst ausser den Tunicaten Muscheln, Schnecken, Cirrhipedien zahlreiche Anneliden, Echiniden, Asteriden, Ophiuren, Holothurien, Bryozoen und Pennatuliden.

Zu Anfang des siebzehnten Jahrhunderts haben die Tethyen des Aristoteles eine ausführlichere Behandlung durch **Ulysses Aldrovandi** (De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor 1606) erfahren*). Im ersten Buche seines Werkes bespricht er die „Mollia“, denen er unsere Cephalopoden — mit Ausnahme der Argonauta — und die schalenlosen Schnecken zurechnet; im zweiten die Crustaceen; im dritten die Testacea, unter denen er beschalte Schnecken, Argonauta, Nautilus, Muscheln (Bivalva), Echiniden, Cirrhipedien und Röhrenwürmer zusammenfasst. Das vierte Buch endlich ist betitelt: „De Zoophytis“ und enthält so wie das vorhergehende die heterogensten Formen. Neben Hutpilzen und einer Anzahl nicht mehr sicher zu bestimmenden Formen werden zahlreiche Vertreter des gegenwärtigen Cölenteratentypus beschrieben. Die Ascidien behandelt er im fünften Capitel „De Tethyis“ und im siebenten „De Mentula marina“ unter weitgehender Berücksichtigung seiner Vorgänger. Offenbar hatte Aldrovandi nur flüchtige Gelegenheit zu einer selbständigen Untersuchung dieser Thiere und kommt daher in der Kenntniss ihres anatomischen Baues über Belon und Rondelet kaum hinaus. Im fünften Capitel werden die alten Aristotelischen Angaben abermals vorgetragen, und ebenso tauchen die Mittheilungen des Plinius über die pharmaceutische Bedeutung der Tethea wieder auf. Die Abbildungen sind zum grössten Theile Reproductionen aus älteren Werken, und ich kann hier darauf verweisen, was ich über die Holzschnitte in Belon, Rondelet und Gesner oben bereits erwähnt habe. Aldrovandi führt auch sechs neue Arten zum Theil in Abbildungen vor; die einen davon sind kaum sicher zu deuten, die anderen beziehen sich offenbar auf Spongien.

*) Obwohl Aldrovandi nur sechs Jahre jünger war als Gesner, so liegt doch zwischen dem Erscheinen ihrer hier in Betracht kommenden Werke ein Zeitraum von fast einem halben Jahrhundert. Es ist daher nur selbstverständlich, dass er seinem Vorgänger gegenüber in manchen Beziehungen Fortschritte bekundet, die sich äusserlich in einer strengeren systematischen Anordnung des Stoffes offenbaren. Bezüglich der Tunicaten besteht eine Erweiterung der Kenntnisse lediglich in der Hinzufügung einiger neuer Formen, die aber nur ganz unsicher zu bestimmen sind.

Das siebente Capitel „De Mentula marina“ bringt zunächst lediglich eine Wiederholung der Rondelet'schen Angaben über die beiden Arten, deren zweite, wie oben auseinandergesetzt wurde, eine wirkliche solitäre Ascidie (Phallusia mammillata) darstellt. Hinzugefügt werden noch zwei Arten Epipetrum, die Leuckart (No. 135, p. 96) für Holothurien hält. Das eine Epipetrum ist das bereits von Gesner (No. 21, p. 894 und p. 1287) beschriebene und gezeichnete, das andere gleicht dem vorhergehenden durchaus und zeichnet sich nur durch eine etwas schlankere Körperform aus. Ascidien können damit kaum gemeint sein; die Deutung bleibt unsicher wie bei Gesner.

Auch die Rondelet'sche Darstellung über die zusammengesetzten Ascidien nimmt Aldrovandi auf und behandelt die „Uva marina“ im neunten Capitel, ohne neue Beobachtungen hinzuzufügen. Das unsichere „Malum insanum marinum“ bespricht er in einem folgenden Abschnitte ganz in Anlehnung an Rondelet; ebenso in einem weiteren Capitel den Cucumis marinus.

In dem naturhistorischen Werke von **Ja. Eusеb. Nieremberg** (Historia naturae. 1635) werden die Tethyen nur an einer Stelle (lib. VI, cap. 19, p. 101) unter dem Namen „Carunculae“ erwähnt und den Zoophyten zugerechnet. „Sunt autem zoophyta, spongia, urticae marinae, quae edules sunt, et carunculae illae molles et rubentes, quas quidam cum Plinio cruorem dicunt: tum etiam quas glandulas Athenaeus appelavit“. Eine weitere Beschreibung wird nicht gegeben.

Als den letzten Zoologen dieser Periode, dessen Arbeiten jedoch, soweit sie die Tunicaten betreffen, ausschliesslich compilatorisch sind, habe ich hier **Johannes Jonstonus** zu nennen. Die Anordnung in seinem Werke „Historiae naturalis de exanguibus aquaticis“ (1650) ist eine streng systematische, und wie bei seinen Vorgängern sind die Tethyen und die Mentulae den „Zoophytis sive Plantanimalibus“ zugerechnet. Unter Mentulen fasst er genau so wie Gesner verschiedenartige Formen zusammen, und die Tethyen dieses letzteren erscheinen durch die Aldrovandi'schen Arten bereichert. Unter diesen unterscheidet er vier „Species“, die er durch kurze und prägnante Speciesdiagnosen charakterisirt (p. 76). Gewöhnlich wird die Einführung des naturhistorischen Begriffs der Art John Ray zugeschrieben, und namentlich V. Carus hat in seiner ausgezeichneten „Geschichte der Zoologie“ die Auffassung vertreten, „dass der Ausdruck Species bis zu Ray's Zeit ausschliesslich nur im logisch formalen Sinne gebraucht wurde und dass er daher je nach der Reihenfolge der geschilderten und zu ordnenden Gegenstände ebenso gut eine niedere wie eine höhere, natürliche Gruppe umfasste“ (p. 432). Ich kann jedoch gerade darin, wie hier Jonston die Species der Tethyen auffasst und definirt, keinen principiellen Unterschied gegenüber der Anschauung Ray's oder Linné's erkennen. Dass hier Spongien und Ascidien zusammengeworfen sind, rührt einmal von der mangelhaften Kenntniss des anatomischen Baues der betreffenden Formen und zweitens davon her, dass ganz wesentliche Unter-

schiede als nebensächliche angesehen wurden. Es darf dies durchaus nicht anders beurtheilt werden, als wenn z. B. Linné in der zehnten Ausgabe seines Systema Naturae Salpen und eine Physalia als Genus Holothuria zusammenfasst.

Jonston erwähnt, dass auf dem Pariser Fischmarkt häufig den Austernschalen aufsitzende Tethyen angetroffen werden. Bezüglich ihrer Bewegung wiederholt er die eigenthümliche Ansicht: „Motus et sensum qui illis inest ab interno provenire, cum multo Conchylia et Crustacea intus habeant, a quibus motus provenit, Plinius author est" (p. 76).

In einem späteren Werke (Historiae naturalis de Insectis libri. 1653.) wird auch der Uva marina (p. 199) Erwähnung gethan. Wie aber die Abbildung (Taf. 26) beweist, handelt es sich um schwimmende Eimassen und nicht um die von Rondelet benannte Form, die eine Synascidie darstellt.

3. Die Tunicaten bei den Systematikern des achtzehnten Jahrhunderts und deren Vorläufern.

Als der erste hervorragende Forscher, welcher sich nach Jonston mit den Ascidien beschäftigt hat, sei hier **Fr. Redi** genannt. Er beschreibt hauptsächlich zwei Arten (Osservazioni intorno agli animali viventi. 1684), deren eine, die Mentula marina, von Savigny mit der Phallusia intestinalis identificirt, deren andere, der von den Livorneser Fischern „Carnumi" genannte Microcosmus marinus, von Linné in den ersten Auflagen des Systema Naturae als ein besonderes Genus anfänglich den Zoophyten, dann den Testaceen zugerechnet, später aber nicht mehr aufgeführt wird. Doch muss ich freilich betonen, dass die Identität von Redi's Microcosmus, den später Savigny Cynthia microcosmus genannt hat, mit der gleichbenannten Form Linné's nicht ausser allem Zweifel steht*).

Redi stellt so wie seine Vorgänger diese Formen zu den Zoophyten. In sehr bemerkenswerther Weise erhebt sich aber seine Methode der Untersuchung über die seiner Vorläufer. Er beschränkt sich nicht auf die äusseren Formverhältnisse, wie es in so manchen Abhandlungen über die Tunicaten noch in der Mitte des vorigen Jahrhunderts geschah, sondern zergliedert seine Objecte und versucht, den inneren Bau zu erforschen. So entdeckt er den Nahrungscanal, Leber, Herz und canali

*) Die Unsicherheit ist lediglich dadurch veranlasst, dass Linné zuerst dem Microcosmus keine genügende Diagnose beigefügt hat. Cuvier (No. 86, p. 2) äussert sich mit folgenden Worten: „Linnaeus adopta aussi le genre microcosmus, et je ne sais par quelle inconcevable confusion d'idées il donna ce petit mollusque pour identique avec le microcosmus de Bartholin, prétendu animal de la mer du Nord assez grand pour paroître comme une ile, et pour tromper les navigateurs." Zuletzt erwähnt Linné den Microcosmus i. J. 1754 (No. 35, p. 96), und da erinnert die kurze Beschreibung in nichts mehr an das Bartholinische Fabelthier: „Microcosmus gelatinosus, pellucidus. Habitat in Oceano. Massa cylindrica, crassitie brachii, pedalis, gelatinosa, subdiaphana, cui undique adhaerent et operiunt Testae concharum parvae, sabulum et varia; intus nil reperi".

de' fluidi oder vasi sanguigni, Organe, über die man von vielen seiner Nachfolger nichts mehr erfährt, so dass seine Mittheilungen fast ganz in Vergessenheit gerathen zu sein schienen. Er stellt die wichtige Thatsache fest, dass der Verlauf und die Beschaffenheit der Eingeweide bei den verschiedenen Arten verschieden sind, und versucht eine vergleichend anatomische Betrachtung der Formen, die freilich erst mehr als hundert Jahre später von einer Reihe glänzender Forscher fast genau auf dem Punkte, wo Redi sie abgebrochen, wieder aufgenommen und dann sehr schnell weiter geführt wurde. Redi hat seine Studien über Ascidien nur nebenbei angestellt; und es bleibt in Rücksicht auf den historischen Gang der Entwicklung unserer Kenntnisse über Tunicaten zu bedauern, dass dieser scharfsinnige Beobachter nicht die Neigung verspürt habe, sich eingehender mit diesen Thierformen zu beschäftigen.

Fortschritte in der Kenntniss des Tunicatenorganismus sind daher zunächst nicht zu verzeichnen. Man ersieht dies z. B. aus der Darstellung von **Rumph** (d' Amboin'sche Rariteitkamer. 1705, p. 46), der den Tethyen allerdings nur eine kurze Beschreibung widmet. Ich verdanke dieser lediglich den Hinweis auf Nieremberg (vergl. oben p. 17).

Nicht unerwähnt möchte ich an dieser Stelle die eigenthümliche Auffassung **Martin Lister**'s lassen, die dieser (Conchyliorum Bivalvium utriusque aquae exercitatio tertia. 1696.) über die Tethyen des Aristoteles und der anderen alten Schriftsteller geäussert hat. Er hält nämlich die Tethyen für Bohrmuscheln und setzt unter die Abbildung einer Pholasart (Taf. 7, Fig. 3) die Bezeichnung: τὸ τήθος Veterum. Seine Begründung dieser Anschauung (p. 93) kann freilich nicht für überzeugend erachtet werden.

Bezüglich ihrer systematischen Stellung gelten die Tethyen für Zoophyten. In der kurzen systematischen Uebersicht, die **Klein** (Naturalis dispositio Echinodermatum. 1734, p. 65 u. fg.) giebt, sind die Tunicaten zwar nicht besonders erwähnt, aber es geht doch ziemlich deutlich hervor, dass er sie zu seinen Anomala stellt, welche den alten Zoophyten entsprechen.

I. Pedata.

II. Apoda.

1. *Reptilia.*
2. *Pinnata:* Pisces.
3. *Radiata.*
4. *Anomala.*

Quibus animalis character vix ac nec vix quidem assignari potest (p. 73).

I. Holothuria.
II. Pennae marinae.
III. Urticae marinae, pulmones et similia.

Dass dieses System ein ganz äusserliches, künstliches ist, lehrt der erste Blick. Ein Fortschritt gegenüber den Anschauungen der Zoologen

der Renaissance ist hier in nichts zu erkennen, und Leuckart's Urtheil: „Wir könnten die Worte von Klein dreist ein Jahrhundert und noch mehr zurückdatiren, ohne mit der damaligen Auffassung in Widerspruch zu gerathen", erscheint auch hierfür vollauf gerechtfertigt.

Obwohl **Linné** die Kenntnisse über Tunicaten weder durch die Beschreibung neuer Formen noch durch eine Richtigstellung ihrer systematischen Beziehungen wesentlich bereichert hat, darf ich es dennoch nicht unterlassen, die Auffassungen dieses glänzendsten Systematikers des vorigen Jahrhundertes über unsere Thiergruppe hier auseinanderzusetzen.

In der ersten Ausgabe des Systema Naturae (1735) theilt er bereits so wie in allen folgenden das Thierreich in sechs Classen, und der letzten, den Vermes, werden die ihm bekannten Tunicaten zugezählt. Sie sind sämmtlich in der dritten Ordnung, unter den Zoophyten angeführt.

Sein System der Würmer ist folgendes:

Reptilia.

Gordius, Taenia, Lumbricus, Hirudo, Limax.

Testacea.

Cochlea, Nautilus, Cypraea, Haliotis, Patella, Dentalium, Concha, Lepas.

Zoophyta. Artubus donata.

Tethys.	Corpus forma variabile, molle, nudum.	Tethya.
Echinus.		Holothurium.
Asterias.		Penna marina.
Medusa.		
Sepia.		
Microcosmus.	Corpus variis heterogeneis tectum.	Microcosmus marinus.

Aus dieser Uebersicht entnimmt man leicht, wie weit Linné davon entfernt war, die von seinen Vorgängern bereits beschriebenen Tunicatenformen vollständig in seinem Systeme der Thiere unterbringen zu können. Es fehlen sowohl die zusammengesetzten Ascidien (Uva marina Rondelet's) und die Rondelet'sche Mentula, als auch die bezüglich ihrer Deutung unsicheren Formen, der Cucumis marinus, das Malum insanum und Epipetrum. Die bereits von Aldrovandi und namentlich Jonstonus in verschiedene Species gesonderten Tethyen erscheinen hier wiederum in eine zusammengezogen, und neben ihr ist als einer besonderen Gattung angehörend nur noch der Microcosmus marinus genannt.

Durch die Stellung der Tethyen und des Microcosmus in der Ordnung der Zoophyten soll durchaus nicht eine Pflanzenähnlichkeit jener Formen ausgedrückt werden. Denn dadurch, dass Echinus und Sepia, welche bereits Wotton, beziehungsweise Aristoteles zu den Testaceen und Mollien gerechnet haben, hier unter die Zoophyten aufgenommen sind, erscheint

der alte specifische Begriff dieser letzteren, wie Leuckart zutreffend bemerkt, aufgegeben. „Die Zoophyten repräsentiren nicht mehr gewisse Uebergangsformen zu den Pflanzen, sondern Thiere, die ganz nach Art der übrigen sich durch gewisse zoologische Merkmale als Glieder einer bestimmten Gruppe ergeben“ (No. 135, p. 102).

In der sechsten Ausgabe des Systema Naturae finden sich dreizehn Jahre später (1748) die Tunicaten noch in dem nämlichen beschränkten Umfange. Eine Veränderung besteht lediglich darin, dass die beiden Genera Tethys und Microcosmus in verschiedenen Ordnungen der Würmer untergebracht sind. Diese letzteren sind um die Ordnung der Lithophyten bereichert, welche früher in etwas weiterem Umfange dem Pflanzenreiche und zwar den Cryptogamen zugerechnet worden war. Das System der Würmer stellt sich demnach in folgender Weise dar, wenn nur die beiden Tunicatengenera bis in die Species hinein verfolgt werden:

Ordo I. Reptilia.

Gordius, Ascaris, Lumbricus, Taenia, Fasciola, Hirudo.

Ordo II. Zoophyta.

Amphitrite.

217. *Tethys.* Corpus bilabiatum: corpusculo medio cartilaginoso oblongo.
Auriculae IV cuneiformes.
Foramina 2, spirantia.
1. Tethya (Sprützling).
2. Holothurium (Meerschaam).

218. *Nereis, Limax, Lernaea, Hydra, Sepia, Triton, Salacia, Aphrodita, Medusa, Asterias, Echinus.*

Ordo III. Testacea.

Patella, Cochlea, Cypraea, Haliotis, Dentalium, Nautilus, Concha, Lepas.

237. *Microcosmus.* Tegmen ex heterogeneis compilatis.
1. Microcosmus marinus.

Ordo IV. Lithophyta.

Tubipora, Madrepora, Millepora, Sertularia.

Die systematische Stellung, die hier dem Microcosmus ertheilt wird, entspricht den Anschauungen des Aristoteles über die Tethyen, gründet sich aber bei Linné lediglich auf die rein äusserliche Bedeckung des Mantels mit Fremdkörpern. Die wahren Beziehungen zwischen Microcosmus und den Tethyen sind hier also in noch stärkerem Maasse verkannt wie in der ersten Ausgabe des Werkes, und bei der führenden Stellung, die Linné unter den Systematikern des vorigen Jahrhunderts einnahm, darf es nicht Wunder nehmen, dass erst in weit späterer Zeit die Verwandtschaft richtig beurtheilt wurde.

Was im besonderen das Genus Tethys anbelangt, in welchem Tethya und Holothurium vereinigt werden, so berechtigt die beigefügte Genusdiagnose wohl zu einigem Zweifel, ob hier wirklich noch Ascidien gemeint seien. Der Herausgeber der Leipziger Ausgabe fügt zwar die deutsche Gesner'sche Bezeichnung „Sprützling" bei, welche sich auch auf die alten Aristotelischen Tethyen und demnach auf Ascidien bezogen hatte, doch lässt sich leicht der Nachweis führen, dass Linné's Gattung Tethys allmählig ihren Inhalt vollkommen verändert und keine Tunicaten mehr umfasst. In der sechsten Ausgabe mag dies vielleicht noch der Fall sein, nicht mehr aber in der zehnten (1758), obwohl auch hier noch Linné selbst der Ansicht gewesen sein mag, die Tethya seiner Vorgänger eingeordnet zu haben.

Die wesentlichste Veränderung in der zehnten Ausgabe besteht darin, dass fast sämmtliche Genera, die früher als Zoophyten betrachtet wurden, nunmehr in der neuen, zweiten Ordnung der Würmer als „Mollusca" angeführt werden, während unter Zoophyten die am meisten den Pflanzen ähnlichen Polypen und Bryozoen mit noch einigen anderen Formen vereinigt sind. Die wenigen Tunicaten, die Linné bekannt waren, sind in der zweiten Ordnung angeführt. Hier finden wir auch die erst zwei Jahre vorher entdeckten Salpen. Dagegen fehlt der Microcosmus, der noch 1754 im Mus. Adolphi Friderici, p. 96 aufgezählt ist, sowohl hier wie in der 12ten Ausgabe, um erst in der letzten, von Gmelin besorgten, als Ascidia conchilega aus O. F. Müller's Zoologia Danica in das Genus der Ascidien aufgenommen zu werden.

Ordo II. Mollusca. Animalia simplicia, nuda, artubus instructa, libera. *Limax, Doris.*

254. *Tethys.* Corpus oblongum, bilabiatum: corpusculo medio cartilagineo oblongo.
Tentacula duo, cuneiformia.
Foramina duo, spirantia.
1. limacina. T. auriculis quatuor. Habitat in Oceano Australi. Corpus oblongum, antice quasi 4 auriculis instructum.
2. leporina (= Lepus marinus Rondelet's u. a.).

255. *Nereis, Aphrodita, Lernaea, Priapus, Scyllaea.*

260. *Holothuria.* Corpus gibbum, nudum, ovale, natans. Tentacula saepius ad alteram extremitatem, inaequalia numero et figura.
1. Physalis (= Physalia).
2. Thalia
3. caudata } (= Salpa).
4. denudata

261. *Triton, Sepia, Medusa, Asterias, Echinus.*

Ich habe die Gattungs- und Artdiagnosen für Tethys wörtlich angeführt, weil daraus deutlich hervorgeht, dass Linné hiermit keine Ascidien beschrieben hat. Der Lepus marinus Rondelet's, mit welchem Linné selbst die Tethys leporina identificirt, ist, wie aus der ursprünglichen Darstellung in „Libri de Piscibus marinis" 1554, p. 520 hervorgeht, sicher keine Tunicate. Die andere Species, die T. limacina, findet sich aber in der späteren 12. Ausgabe weder unter dem alten Genus „Tethys" noch unter dem neu aufgenommenen „Ascidia", sondern als Laplysia depilans in einer neuen Gattung und wird mit Bohadsch's Lernea graphice oder einer der beiden ersten Formen des Rondelet'schen Lepus marinus identificirt. Sie ist also ebenfalls keine Ascidie. Dagegen ist es möglich, dass eine solche mit der einen der beiden Species des unklar definirten Genus Priapus (258) gemeint sei.

Unter dem Genusnamen Holothuria erscheinen eine Physalia und drei Salpen zusammengefasst, ganz heterogene Formen also, die in ihrem Baue nichts Gemeinsames haben. Diese drei Salpen wurden zuerst von **Patr. Browne** (The civil and natural history of Jamaica. 1756.) unter dem Namen Thalia beschrieben und abgebildet. Die Abbildungen sind so ungenügend ausgeführt, dass sich die Species mit Sicherheit nicht mehr bestimmen lassen, doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass mit den beiden ersten Formen Salpa pinnata gemeint sei. Die kurzgefassten Speciesdiagnosen sind bei Browne folgende:

Thalia 1. Oblonga, crista perpendiculari compressa quadrata, lineis lateralibus integris. (=Linné's Holoth. Thalia.)

Thalia 2. Oblonga caudata, crista depressa rotunda, lineis lateralibus interruptis. (= Linné's H. caudata.)

Thalia 3. Oblonga, lineis interruptis cauda et crista destituta. (= H. denudata Linné's.)

Wie weiter unten ersichtlich werden wird, erweitert Linné später sogar noch den Umfang seiner Gattung Holothuria, so dass Vertreter von vier ganz verschiedenen Typen in ihr vereinigt sind. Bei dieser Fassung eines Gattungsbegriffes von Seiten eines der scharfblickendsten Systematikers des vorigen Jahrhunderts wird es wohl berechtigt erscheinen müssen, zu bezweifeln, ob mehr als 2000 Jahre früher Aristoteles unter seinen Pneumones und Holothuria, die offenbar zwei Thiergruppen bezeichnen sollten, nur nahe verwandte Formen im Sinne unserer Gattungen oder Familien zusammengefasst hatte. —

In der 12. Ausgabe des Systema Naturae (1767), der letzten von Linné selbst besorgten, sind eine ganze Anzahl Tunicatenformen, welche zum Theil bereits vor dem Erscheinen der 10. Ausgabe entdeckt waren, aber in dieser nicht mehr Berücksichtigung fanden, aufgeführt.

Bereits 1739 hatte **Jan. Plancus** (De Conchis minus notis. Taf. 5, Fig. 5, p. 45) eine Ascidie als „Tethyum seu Mentula marina penem caninum referens" beschrieben, welche der Mentula marina Redi's und dem

später von Bohadsch dargestellten Tethyum membranaceum fasciculatum nach Savigny's Auffassung entsprechen würde. In dem Systema Naturae ist die letztere als Ascidia intestinalis angeführt. Die Abbildung, die Plancus giebt, ist allerdings ziemlich unfertig ausgeführt, und eine ausführlichere Beschreibung zu geben, hält er für überflüssig, da der Namen genügend besage; es dürfte sich aber wohl um unsere Ciona intestinalis handeln. In systematischer Beziehung ist bemerkenswerth, dass Plancus die grosse Verschiedenheit von Holothurien und Tethyen mit Recht hervorhebt, während es andererseits gegenüber der ersten Ausgabe des Systema Naturae als ein entschiedener Rückschritt zu bezeichnen ist, wenn er die Penna marina (= Pennatula) als Mentula alata den Tethyen zurechnet.

Später hat dann Plancus (De incessu marinorum Echinorum Epistola. 1760) Redi's Microcosmus als „Mentula marina informis" oder „genus Mentularum seu Echinorum cartilagineum" beschrieben und auf seiner Tafel II, Fig. 4—7 bei äusserer Ansicht und nach Entfernung des Mantels recht gut abgebildet. Er erwähnt, dass diese Formen von seinen Fischern „Spongiae esculentae cum cortice" genannt würden (p. 15). In einer dritten Untersuchung (De duplici Tethyi genere. 1763.) beschäftigt sich Plancus nochmals mit den Ascidien, ohne aber auch hier zu einem tieferen Verständniss ihres Baues zu gelangen. Wie oberflächlich noch die gesammte Kenntniss ihres Organismus war, kann man daraus ermessen, dass Plancus einen durchgreifenden Unterschied gegenüber den Holothurien einzig darin zu erkennen glaubt, dass diese letzteren frei, die Ascidien aber festsitzend seien. Bezüglich einer bestimmten Form erklärt er geradezu, sie müsste, wenn sich Donati's Angabe, dass sie in der Jugend frei lebe, bestätigte, zu den Holothurien und nicht zu den Tethyen gezählt werden. Nun besteht freilich in der Lebensweise ein wesentlicher Gegensatz, doch ist es nicht diese, sondern der grundverschiedene anatomische Bau, welcher Holothurien und Ascidien trennt.

Was übrigens die beiden vermeintlichen Tethyen anbelangt, welche **Donati** (Della storia naturale marina dell' Adriatico. 1750.) beschrieben hat, so geht schon aus den Abbildungen (Taf. 9, Fig. A—E) mit voller Sicherheit hervor, dass dieselben in keiner Weise auf Ascidien bezogen werden können.

Baster hatte im Jahre 1760 (Opuscula subseciva. Lib. II.) das Genus „Ascidium" aufgestellt. Es war ihm entgangen, dass die von ihm beobachteten Formen zu den Aristotelischen Tethyen gehörten und den Zoologen des 16. und 17. Jahrhunderts nicht unbekannt geblieben waren. Er hielt sie vielmehr für durchaus neu, rechnet sie der Linné'schen Würmerclasse und zwar der Ordnung der Mollusken zu und führt den neuen Namen ein: „liceat ergo mihi Ascidii nomine hoc insignire animalculum, quod Ἀσκω sive Utriculo haud absimile est" (p. 85).

Ein Jahr später hat **Bohadsch** (De quibusdam animalibus marinis. 1761), ohne noch von Baster's Arbeit Kenntniss zu haben, die Ascidien unter dem alten Namen Tethya behandelt. Er schwankte zwar, ob er

nicht auf sie die Bezeichnung Holothuria anwenden solle in Rücksicht auf die allgemeine Fassung dieses Genus bei Linné, entschliesst sich aber doch zur Beibehaltung des alten Namens. Da aber Linné in der 10. Ausgabe unter den Holothurien von Tunicaten nur Salpen und nicht Ascidien anführt, scheint Bohadsch der erste gewesen zu sein, welchem die hohe Uebereinstimmung im Bau dieser beiden Tunicatengruppen aufgefallen ist. Trotzdem zählt er im Gegensatze zu Linné die Tethyen den Zoophyten zu: „Tethyum est Zoophytorum genus corpore plus minus oblongo, organis duobus protensis altero breviore praeditum et tentaculis carens" (p. 129). Er beschreibt vier Formen, die zum Theil unter den gleichen Namen in Linnés Systema Naturae XII später aufgenommen erscheinen, als T. vulgare, T. coriaceum, T. gelatinosum, T. fasciculatum vel membranaceum*).

Eine eigenthümliche Ascidienform, deren systematische Einordnung Schwierigkeiten bereitete, hat **Alex. Russell** (An account of a remarkable Marine-Production. Philos. Trans. 1762) unter dem Namen „Priapus pedunculo filiformi corpore ovato" beschrieben und auf einer wohlgelungenen Tafel abgebildet. Offenbar steht diese Art sehr nahe oder ist vielleicht identisch mit den Formen, welche **Bigot de Morogues** (Mémoire sur un animal aquatique d'une forme singulière) bereits 1755 und später **George Edwards** (Gleanings of natural history, containing figures of Quadrupeds, Birds, Insects, Plants. 1764, Taf. 356, p. 303) dargestellt haben. Edwards nennt sie Animal-Planta, aber es handelt sich zweifellos um eine Boltenia. Linné führt diese Form in der 12. Ausgabe des Systema Naturae unter dem Genus „Vorticella" als V. ovifera an.

Endlich muss ich der zusammengesetzten Ascidien gedenken. Im Jahre 1756 beschrieb **A. Schlosser** (An account of a curious, fleshy, corallike Substance. Phil. Trans. Vol. 49) ein eigenthümliches Alcyonium, das sich aus zahlreichen, sternförmigen Thieren zusammensetze. Ein jeder Stern bestände wiederum aus 5—12 und mehr birnförmigen Strahlen, an deren breiteren Enden je eine Oeffnung sich befände. Diese Oeffnungen könnten sich schliessen und erweitern und seien die Mäuler des Thieres. In der Mitte eines jeden Sternes befände sich noch eine geräumigere Oeffnung, die allen Einzelstrahlen gemeinsam sei. **Ellis** fügt diesen Angaben hinzu, dass er unter dem Mikroskope zwischen den Sternen und Strahlen Eier verschiedener Grösse und Entwicklungsstadien angetroffen habe. Die beigefügte Tafel macht es zweifellos, dass es sich um einen Botryllus handelt, dessen Bau allerdings nicht richtig verstanden wurde. Das, was Schlosser als vielmäuliges Thier betrachtet, ist ein System von Einzelthieren, und seine Strahlen sind in Wirklichkeit die einzelnen Individuen des Stockes.

*) Alle diese Formen sind zweifellos Monascidien, und Bronn (dieses Werk I. Aufl. Bd. III; Abth. I; p. 103, 1862) ist daher im Irrthume, wenn er Bohadsch die Entdeckung der Knospung der Ascidien zuschreibt.

Nach Schlosser hat sich **W. Borlase** (The natural history of Cornwall. 1758.) mit diesem seltsamen Alcyonium beschäftigt und drei Arten desselben unterschieden. Er rechnet sie zu den „Zoophyta marina“ und führt sie unter den Polypen auf, fügt aber hinzu: „whether polypes or not, perhaps may be questioned“ (p. 253). Dass seine Alcyonien gegenüber den Polypen mancherlei Besonderheiten darbieten, ist ihm nicht entgangen, er versucht aber, seine und Schlossers Befunde mit den Angaben von Ellis über die anderen Polypenformen in Einklang zu bringen.

Pallas führt in seinem Elenchus Zoophytorum (1766) diese Formen als Alcyonium Schlosseri unter den Alcyonien, dem 13. Genus der Zoophyten, auf und weist darauf hin, dass sie identisch sind mit Rondelet's und Gesners „Uva marina“. In der gleichen systematischen Stellung erscheinen diese Botryllen dann bei Linné. Etwas weniger klar ist die Bedeutung von Linné's Alcyonium Ficus, das dieser dem Elenchus Zoophytorum von Pallas entnommen hat. Nach Savigny (No. 90, p. 183) wäre es ebenfalls eine Synascidie und zwar sein Aplidium ficus. Es ist bereits 1755 von Ellis (An essay towards a natural history of the Corallines) als Alcyonium pulmonis instar lobatum und später von demselben Forscher nochmals als Alcyonium pulmonaria (The natural history of Zoophytes. 1786) beschrieben worden. Ist diese Zurückführung richtig, so wären, auch abgesehen von der alten Uva marina, bereits vor Schlosser Synascidien unter den Zoophyten behandelt worden.

Nach Savigny's Deutung wäre noch eine andere Synascidie, sein Distomum rubrum, bereits 1760 als ein Alcyonium beschrieben worden. Er identificirt nämlich jene Form mit dem von Plancus in der zweiten Auflage des Buches „De conchis minus notis“ dargestellten Alcyonium rubrum, pulposum, conicum plerumque.

Ich gebe im Folgenden eine gedrängte Uebersicht über das System der Würmer in der 12. Ausgabe des Systema Naturae, wobei ich besonders die Formen berücksichtige, welche Tunicaten sind:

I. Ord. Intestina.

II. Ord. Mollusca.

Limax, Laplysia, Doris, Aphrodita, Nereis.

287. *Ascidia.* Corpus fixum, teretiusculum, vaginans, aperturae binae, ad sumitatem: altera humiliore.

A. papillosum, A. gelatinosum, A. intestinalis, A. quadridentata, A. rustica, A. echinata.

Actinia, Tethys.

290. *Holothuria.* Corpus liberum, nudum, gibbum, ano terminali. Tentacula plura in altera extremitate. Os inter tentacula.

H. frondosa } = Cucumaria.
H. Phantapus }

H. tremula = Holothuria tubulosa.

H. Physalis = Physalia.

H. Thalia
H. caudata } = Salpa.
H. denudata

H. pentactes = Cucumaria.

H. priapus = Priapulus?

Terebella, Triton, Lernaea, Scyllaea, Clio, Sepia, Medusa, Asterias, Echinus.

III. Ord. Testacea.

IV. Ord. Lithophyta.

V. Ord. Zoophyta.

Isis, Gorgonia.

342. *Alcyonium.* Flores Hydrae, sparsi intra corticem, Epidermide vesiculari poris pertusa. Stirps radicata, stuposa, tunicato-corticata.

Im ganzen sind hier 12 Species angeführt, darunter:

A. Epipetrum = Gesner's und Jonston's Epipetrum.

A. Schlosseri = Botryllus.

A. Ficus = Aplidium ficus (Savigny).

Spongia, Flustra, Tubularia, Corallina, Sertularia.

348. *Vorticella.* Flos calyce vasculoso, ore contractili ciliato, terminali. Stirps fixa, in vorticem vibrans florem.

Unter diesem Genus sind 14 Species aufgeführt, darunter:

V. ovifera = Boltenia ovifera (Savigny).

Hydra, Pennatula, Taenia, Volvox, Furia, Chaos.

Aus dieser Tabelle ersieht man leicht, wie weit zerstreut die verhältnissmässig noch sehr wenig zahlreichen Tunicaten im Systeme stehen. Sie erscheinen zwar auf die Classe der Würmer beschränkt, vertheilen sich aber in dieser auf zwei Ordnungen und vier Gattungen. Sowohl die Synascidien als Boltenia, die von den übrigen Monascidien abgetrennt wird, sind den Zoophyten zugerechnet, die anderen Formen gelten als Mollusken.

Es ist ein wichtiges Verdienst von **P. S. Pallas,** die Bedeutung der Vorticella ovifera erkannt und diese Form den Ascidien zugewiesen zu haben, so dass nur noch die Synascidien als Alcyonien bei den Zoophyten stehen bleiben. Bereits 1766 in den „Miscellanea zoologica", p. 74 hatte er sich über den Russell'schen Priapus und die Animal-Planta Edwards in dieser Weise geäussert, doch war das von Linné nicht mehr berücksichtigt worden. Er kommt daher später (Spicilegia zoologica. Fasc. X. 1774) auf die Stellung dieser Vorticella nochmals zurück und nennt sie Ascidia clavata. Offenbar stimmt diese Form in hohem Maasse überein mit dem von **Fr. Bolten** (Nachricht von einer neuen Thierpflanze 1770) beschriebenen Zoophytorum genus novum. Bezüglich der Stellung des Genus „Ascidia" im System schliesst sich Pallas nicht ganz an Linné an, wenn er

sagt, dass es „testaceorum bivalvium nudum, decorticatum, branchiisque lamellaceis destitutum quasi ectypon esse et peculiare genus constituere" (p. 24).

In bemerkenswerther Weise erweitert Pallas die Kenntnisse über die zusammengesetzten Ascidien, indem er zahlreiche Mittheilungen **Gärtner**'s verwerthet, die dieser ihm brieflich gemacht hatte. Besonders ausführlich wird das Alcyonium Schlosseri beschrieben, das Gärtner Botryllus stellatus nennt. Als neue Species folgen weiterhin Botryllus conglomeratus und Distomus variolosus, für welch letztere Form Pallas dem Namen Alcyonium ascidioides den Vorzug giebt. Wird so schon durch die besondere Genusbezeichnung Botryllus ausgedrückt, dass die betreffenden Formen sich von den Alcyonien unterscheiden, so geht das noch mehr aus der Darstellung des Baues der Stöcke hervor. Während Schlosser die zahlreichen Einzelindividuen, die zu einem System angeordnet sind, zusammengenommen als ein Individuum betrachtete, hat hier bereits die richtige Erkenntniss Platz gegriffen, dass jedes System im Stocke aus einzelnen Individuen zusammengesetzt sei. Bemerkenswerth ist in dieser Beziehung auch, was er über die Reaction auf äussere Reize mittheilt: „Irritato osculo externo dactyli, illud unice contrahitur, immotis persistentibus reliquis; sed irritata parte centrali stellae, omnia oscula simul clauduntur" (p. 38). Doch ist der Bau des Einzelthieres noch ganz unvollkommen verstanden worden, da man in ihm immer noch einen Polypen ähnlichen Organismus zu erkennen glaubte. Daher werden denn auch die Botryllen von Pallas (Spicilegia Zoologica, p. 34 u. fg.) als Zoophyta quaedam minuta aufgeführt. Wie wenig klar ihm übrigens der Gegensatz zu den Alcyonien geworden ist, ersieht man am besten daraus, dass er Gärtner's Distomus variolosus (= Distoma variolosum Savigny), der sich doch in den wesentlichsten Verhältnissen den Botryllen ähnlich erwies, dem Genus Alcyonium unterordnete. Die Trennung der Synascidien von den Alcyonien ist hier also erst angebahnt, aber nicht durchgeführt. Weiterhin wird aber zunächst nicht der richtige Weg weiter verfolgt, sondern es tritt ein Rückschritt ein, indem in der 13. Ausgabe des Systema Naturae 1788 alle diese Formen wieder dem Genus Alcyonium untergeordnet werden.

Endlich hat Pallas auch eine neue Salpe als Holothurium zonarium (Spic. zool. Fasc. X, Taf. I, Fig. 17 A, B, C) beschrieben und zwar genauer und eingehender als vor ihm Patr. Browne seine Thalia. Wie schon die Gattungsbezeichnung ausdrückt, rechnet Pallas diese Salpe zu den Holothurien Linné's, obwohl er mit Nachdruck darauf hinweist, dass in der 12. Ausgabe des Syst. Nat. ganz heterogene Formen unter diesem Genus vereinigt worden seien. Die weitgehenden Uebereinstimmungen im Bau seines Holothurium und der Ascidien sind ihm noch nicht aufgefallen.

Auf seinen weiten orientalischen Reisen hat **Petr. Forskål** zahlreiche neue Tunicaten gesammelt. Erst nach seinem Tode wurden seine Beobachtungen von Niebuhr herausgegeben (Descriptiones animalium. 1775.

Icones rerum naturalium. 1776), und das erklärt einige kleine Widersprüche, die zwischen den Abbildungen und dem beschreibenden Texte bestehen. Von besonderer Bedeutung sind die 11 neuen Salpenspecies. Forskål übersieht, dass vor ihm bereits Browne Salpen als Thalia beschrieben hat, und hält sein Genus „Salpa" für ein neues, den Mollusken zugehörendes. Ueber die Herkunft des von ihm gewählten Gattungsnamens sagt er: „Nomen mutuatum a *Σάλπα* pisce, Graecis cognito; et huic Vermi additum, ob similitudinem formae cum tubo canoro." Die Genusdiagnose lautet: „Corpore libero; gelatinoso, oblongo, utroque apice aperto; intus vacuo: intestino obliquo. Variet: a) nucleo globoso, opaco juxta anum. b) nucleo nullo; sed linea dorsali opaca" (p. 112).

Den inneren Bau der Salpen hat aber Forskål vielfach verkannt. Das, was er als Intestinum bezeichnet, ist mehrfach gar nicht der Verdauungstractus, sondern entweder der Stolo prolifer einer Solitärform oder das Kiemenband. Für Salpa democratica beschreibt er aber den Stolo besonders als „Circulus multi-radiatus, pallide-caeruleus", der bei einigen Thieren den Nucleus umgürte. Sehr zutreffend sind ferner seine Angaben über die Bewegungsweise der Salpen durch das Ausstossen des Wassers: „Motus vivae in jactatione appendicum, inque corporis systole et diastole. aquam forte transcolente, observatur." „Motus peragitur contrahendo ventriculum et aquam expellendo" (p. 113).

Zahlreich sind die neuen Ascidienformen, welche **O. F. Müller** in seiner Zoologia Danica beschreibt. Es sind fast ausschliesslich einfache Ascidien; aber besonders bemerkenswerth scheint mir die Ascidia lepadiformis (Bd. II, p. 54, Taf. 79, Fig. 5) zu sein, welche die erste sociale Ascidie ist, die beschrieben wurde, und unserer Clavelina entspricht. Obwohl in der Abbildung die Stolonen und die an diesen sich bildenden Knospen zu erkennen sind, scheint doch Müller den wesentlichen Unterschied, der sich in dieser ungeschlechtlichen Vermehrungsart gegenüber den Simplices ausprägt, nicht weiter beachtet zu haben. Auch in der Kenntniss des inneren Baues der Ascidien bietet die Zoologia Danica einen wesentlichen Fortschritt, obwohl freilich die Beschreibung der verschiedenen Formen sehr ungleichmässig ausgefallen ist. Der Kiemendarm und Verdauungscanal sind überall präcise dargestellt: bei einigen Formen erkennt er den Eierstock, das Herz und sogar die darmumspinnende Drüse.

Ausser diesen wichtigen Untersuchungen von Pallas, Forskål und Müller habe ich noch einer Anzahl kleinerer Abhandlungen über Ascidien und einiger Angaben über Tunicaten, die in grösseren Werken eingestreut sind, zu gedenken, die nach Linné's 12. Ausgabe des Systema Naturae erschienen sind.

Joh. Ernst Gunner beschrieb 1767 (Der Seebeutel — Tethyum Sociabile — vollständig beschrieben) eine einfache Ascidie, die übrigens einer bereits von Bohadsch dargestellten Form entsprechen dürfte, als Tethyum Sociabile. Einen Fortschritt bezüglich der Darlegung des anatomischen Baues der Ascidien kann ich in dieser Abhandlung in keinem

einzigen Punkte entdecken, ja in mancher Beziehung scheint sie mir hinter Baster's und Bohadsch's Untersuchungen zurückzubleiben.

So ziemlich auf derselben Stufe stehen vier Abhandlungen des Abbé **Dicquemare,** die derselbe 1777—82 in den Observations sur la Physique veröffentlichte (No. 59, 60, 62, 63). Er nennt die von ihm beobachteten Formen „Sac animal, Reclus marin, Coeurs-unis, Informe": alle vier sind einfache Ascidien, die zum Theil schon früher unter besseren Namen beschrieben worden waren.

In der Fauna Groenlandiae führt **O. Fabricius** 1780 neben einer Anzahl bekannter Ascidien zwei anscheinend neue Formen (Asc. tuberculum und Asc. villosa) auf. Neue Angaben über die Organisation finden sich dagegen nicht.

Eine zusammengesetzte Ascidie ist unter dem noch heutigen Tags üblichen Namen Synoicum turgens in vorzüglicher Weise von **John Phipps** (Voyage towards the Northpole. 1774) dargestellt worden. Er rechnet die Form, deren Einzelindividuen er sehr wohl unterscheidet, zu den Zoophyten, betont aber scharf den Unterschied von Alcyonium, um die Aufstellung einer besonderen Gattung zu rechtfertigen. Die Einzelthiere seien im Gegensatze zu andern Polypen nicht ausstreckbar; je 6—9 vereinigen sich zu einem Stamm, an dessen Spitze die gesonderten Oeffnungen lägen: „Animalia nonnulla, ex apice singuli stirpis sese aperientia. Stirpes plures, radicatae, carnoso-stuposae, e basi communi erectae, cylindraceae, apice regulariter pro animalibus pertusae" (p. 199). Auch bezüglich des Baues der Einzelthiere kommt er weit über seine Vorgänger hinaus. Er unterscheidet an dem allerdings sehr günstigen Objecte verschiedene Abschnitte eines Darmsystemes und liefert dadurch eigentlich die Grundlage für die späteren glänzenden Untersuchungen Savigny's. Ueber die Eingeweide berichtet er: „intestinum (= Kiemendarm) instar stomachi dilatum, oblongo-ovatum, inferne foraminibus duobus pertusum; inter illa foramina aliud descendit intestinum (= Verdauungstractus) valde angustum, filiforme, arcum brevem formans" (p. 200). Er hat also den Peribranchialraum mit der Cloake übersehen und lässt den Enddarm irrthümlich wiederum in den vorderen Abschnitt seines Intestinums münden.

Als eine neue einem besonderen Genus zugehörende Form beschreibt **Banks** in dem Reisewerke von Hawkesworth (Relation des voyages enterpr. pour faire des découverts. Paris. 1774, Bd. II, p. 212) eine Dagysa. Gmelin führt später diese Gattung unter den Mollusken an und giebt folgende Diagnose: „Corpus angulatum cavum, utroque fine apertum. Dagysa notata: altero fine macula fusca notato. Habitat in mari Hispanico, 3 pollices longa, at 1 crassa, lateribus altera alteri adhaerente." Ergiebt es sich schon aus dieser Beschreibung mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass diese fragliche Dagysa eine Salpe ist, so ist das mit Sicherheit aus der Darstellung von **Everard Home** (Lectures on comparative anatomy.

Vol. I, p. 369; Vol. II, Taf. 71) zu entnehmen, der eine recht gute Abbildung der Banks'schen Form giebt. —

Fast alle diese neuen Formen von Pallas, Forskål, Müller und den anderen sind in der 13. Ausgabe des Systema Naturae angeführt, ohne dass aber die näheren verwandtschaftlichen Beziehungen der mit verschiedenen Genusnamen belegten Tunicaten irgendwie ersichtlich würden. Dass die Salpen Forskål's, Bank's Dagysa, Browne's Thaliae und das Holothurium zonarium von Pallas zusammengehören, ist Linné und Gmelin nicht aufgefallen. Das Genus „Ascidia" erscheint so erweitert, dass 34 Arten aufgeführt werden, die wir jetzt allerdings nicht nur auf verschiedene Genera, sondern auch auf verschiedene Familien und vielleicht auch auf zwei Ordnungen vertheilen müssen. Doch folgt dieser Mangel zum Theil daraus, dass das Linné'sche System den Begriff der Familie überhaupt nicht kennt und die Gattungen direct den Ordnungen unterstellt werden. Wie oben bereits erwähnt wurde, werden hier die Gattungsnamen Botryllus, Synoicum und Distomus wieder eingezogen, und sämmtliche Synascidien erscheinen als Alcyonien. So ist man denn gegen Ende des vorigen Jahrhundertes noch sehr weit davon entfernt, die verschiedenen bekannten Tunicaten (einfache Ascidien, Salpen und Synascidien) zu einer höheren Gruppe zusammenzufassen. Ich gebe im Folgenden eine kleine Tabelle, aus welcher die in der letzten Ausgabe des Systema Naturae vertretene Auffassung, welche die Grundlage für die weiteren Fortschritte darstellt, klar ersichtlich ist. Doch führe ich nur die Genera an, welche Tunicaten enthalten.

Ordo II. Mollusca.

Ascidia (34 Arten).
Salpa (11 Arten).
Holothuria (neben Physalia u. s. w. die 3 Salpen Browne's und Holoth. zonaria, Pallas).
Dagysa (enthält nur die von Banks beschriebene Salpe, Dagysa notata).

Ordo IV. Zoophyta.

Alcyonium (neben echten Alcyonien die Synascidien).

Vielleicht noch weniger kritisch als bei Linné und Gmelin und lediglich compilatorisch ist die Behandlung der Tunicaten bei **Bruguière** (Histoire naturelle des Vers. 1789—91.) und **Shaw** (Vivarium naturae. 1789—1813, T. 5 und 7). Bemerkenswerth ist eigentlich nur, dass Bruguière die Salpen Forskål's „Biphores" nennt, eine Bezeichnung, welche später namentlich von den französischen Zoologen fast ausschliesslich geführt wurde. Eine weitere Aenderung des letzten Systems von Linné-Gmelin besteht darin, dass das ganz unnatürliche Genus der Holothurien aufgelöst wird, indem die Browne'schen Thalia und die Physalia als Genus Thalia aufgeführt sind. Die Thalia Bruguière's entsprechen also

vollständig den Holothurien in der 10. Ausgabe des Systema Naturae; der Inhalt ist der nämliche, und nur der Namen hat gewechselt. Die Zusammengehörigkeit der Thalia Browne's und der Salpen ist also auch hier noch nicht erkannt. In zutreffender Weise sind dagegen die Botryllus wiederum von den Alcyonien getrennt und als besonderes Genus angeführt.

4. Die Begründung des Tunicatentypus. Cuvier, Lamarck, Savigny.

Einen ersten und wichtigen Schritt zur Vereinigung der im Linné'schen System in verschiedenen Ordnungen der Würmerclasse untergebrachten Ascidien that 1793 **Renier** (Lettera sopra il Botrillo). Seine Untersuchung gipfelt in dem Ergebnisse, dass die Botryllen und Ascidien den gleichen Bau zeigen und demnach verwandt seien. Sein Resultat beruht aber auf falschen Vorstellungen über die Organisation beider Gruppen, indem er die Eingeweide in höchst einfacher Weise nur als ein eigenthümlich gekrümmtes Rohr, das sich zwischen den beiden äusseren Oeffnungen des Körpers ausdehne, auffasste. Ferner werden noch andere rein äusserliche Merkmale im Sinne jener Schlussfolgerungen verwerthet. Renier's Auffassung hat aber keinen Anklang gefunden, und sowohl Cuvier als auch Lamarck belassen zunächst die zusammengesetzten Ascidien bei den Zoophyten resp. bei den Polypen, ohne ihre Zusammengehörigkeit mit den Monascidien anzuerkennen.

So wie sich im vorigen Jahrhunderte die systematischen Anschauungen der Zoologen in ihren verschiedenen Wandlungen aus den verschiedenen Ausgaben des Linné'schen Systema Naturae getreu erkennen lassen, so waren zu Anfange des unserigen die Systeme Cuvier's und Lamarck's, die allerdings gegenüber Linné viel grössere Selbständigkeit und Originalität zeigen, für die Auffassungen der meisten zoologischen Zeitgenossen durchaus bestimmend.

In **Cuvier**'s erstem umfangreichen System (Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux. 1798.) sind Ascidien und Salpen unter den Mollusken angeführt und die Thalia, sowie bei Bruguière und wie in Linné's 10. Ausgabe des Systema Naturae die Holothurien, als ein besonderes Genus betrachtet. Wie weit Cuvier davon entfernt war, die Uebereinstimmung der Thalia und Salpen zu erkennen, geht daraus hervor, dass er sie in verschiedenen Ordnungen der Mollusken unterbringt und zwar die ersteren unter den Gasteropoden, die Salpen unter den Acephalen Die Alcyonien, denen er, obwohl es nicht ausdrücklich erwähnt wird, auch die Synascidien zuzurechnen scheint, sind zu den Zoophyten gestellt. Es vertheilen sich also die verschiedenen Tunicatenformen in folgender Weise im Systeme Cuvier's:

Mollusques.

Céphalopodes.

Gastéropodes.

VII. Thalides (Thalia Bruguière, Holothuria Linné, neben den 3 Thalia Browne's noch immer die Physalia als eine tentakeltragende Form angeführt).

Testacés.

Acéphales.

A. Acéph. nuds ou sans coquille.

I. Ascidies (Ascidia).

II. Biphores (Salpa).

B. Acéph. testacés, sans pied.

C. Acéph. testacés, munis d'un pied.

Zoophytes.

(Hierunter auch die Synascidien.)

Wenige Jahre nach Cuvier hat **Lamarck** sein erstes ausführliches System der Wirbellosen (Système des animaux sans vertèbres. 1801) veröffentlicht, in welchem eine Eintheilung in sieben Classen durchgeführt erscheint: 1. Mollusques, 2. Crustacés, 3. Arachnides, 4. Insectes, 5. Vers, 6. Radiaires, 7. Polypes. Die Tunicaten sind auf drei dieser Classen vertheilt. Die Identität der Salpen und Thalia ist zwar noch immer nicht erkannt, aber ein bemerkenswerther Fortschritt ist doch wenigstens dadurch geschaffen, dass diesem letzteren Genus die Physalia abgestrichen wird, um ebenfalls eine besondere Gattung zu bilden. Auch die Botryllen erscheinen wiederum als eine eigene Gattung; andere zusammengesetzte Ascidien sind jedoch unter den Alcyonien untergebracht:

I. Classe. Mollusques.

I. Ord. Mollusques céphalés.

II. Ord. Mollusques acéphalés.

1. Section. Moll. acéph. nus.

96. Genus. Ascidie (Ascidia).

97. Genus. Biphore (Salpa).

98. Genus. Mammaire (Mammaria).

2. Section. Moll. acéph. conchylifères.

VI. Classe. Radiaires.

I. Ord. Radiaires Échinodermes.

II. Ord. Radiaires Molasses.

19. Genus. Physalia.

20. Genus. Thalide (Thalis).

VII. Classe. Polypes.

I. Ord. Polypes à rayons.
36. Genus. Botryllus.
37. Genus. Alcyonium.
II. Ord. Polypes Rotiferes.
III. Ord. Polypes amorphes.

Die Identität der von Cuvier und Lamarck in verschiedenen Ordnungen und Classen untergebrachten Thalia und Salpen hat zuerst **Bosc** (Histoire naturelle des Vers, T. II, pag. 176) behauptet und damit einen wichtigen Schritt zur Begründung einer einheitlichen Tunicatengruppe ausgeführt. Freilich ist nicht zu verkennen, dass die Kenntniss des anatomischen Baues dieser Formen noch überaus mangelhaft war und daher auch die Gründe, die Bosc für die Zusammengehörigkeit vorbringt, mehr auf äusserlicher Aehnlichkeit beruhen als die wesentlichen Züge des Bauplanes betreffen. Immerhin erschienen sie seinen Zeitgenossen überzeugend genug, so dass sich Cuvier zwei Jahre später Bosc's Ausführungen voll anschliessen konnte.

Noch einer anderen Arbeit muss ich gedenken, die zwar die systematische Stellung der verschiedenen Tunicatenformen nicht fördert, doch aber die Formenkenntnisse über Salpen erweitert. **Tilesius** (Abbildung und Beschreibung eines neuen Seebeutels. 1802) beschreibt nämlich recht gut eine neue Salpe unter dem Namen Thetys vagina. Wie der Name sagt, rechnet er sie dem Linné'schen Genus Tethys zu, auf das er irrthümlicher Weise die Bezeichnung „Seebeutel" überträgt, obwohl diese Tethys mit den alten Tethyen, welche von früheren Autoren als Seebeutel bezeichnet wurden, nichts Gemeinsames mehr haben. Beschreibung und Abbildung, die Tilesius giebt, lassen nicht den mindesten Zweifel darüber bestehen, dass eine Salpe gemeint ist, und so hat denn sehr bald Cuvier (1804) jener Form die richtige systematische Stellung angewiesen und sie Salpa Tilesii genannt.

Cuvier's Abhandlung über die Salpen (Mémoire sur les Thalides et sur les Biphores. 1804) bezeichnet einen überaus wichtigen Fortschritt in der Kenntniss des anatomischen Baues dieser Tunicatengruppe und bleibt Jahrzehnte lang unübertroffen die Grundlage für alle vergleichend-anatomischen Erörterungen. Die Art und Weise, in welcher Cuvier den Salpenkörper orientirt, ist unseren gegenwärtigen Anschauungen genau entgegengesetzt. Die Ingestionsöffnung bezeichnet er als hintere, die Egestionsöffnung als vordere: „L'ouverture postérieure du corps est fort large, coupée en travers, et on l'a comparée à la gueule d'un animal" (p. 367). Ganz zutreffend aber hat er beobachtet, dass das Athemwasser durch diese hintere Oeffnung eintrete. Ferner betrachtet Cuvier die Seite des Endostyls als die Rückenseite und nennt den wirklichen Rücken der Salpe

den Bauch. Er beschreibt eingehend den Bau und Verlauf des Kiemenbandes, des Darmcanales, beobachtet Herz und Pericardium und die Muskelzüge. Nach dem Nervensystem hat er vergebens gesucht (Salpa cristata), glaubt aber doch an dessen Vorhandensein. In mehrfacher Beziehung irrt freilich Cuvier bei der Deutung der Organe. Die Hoden der Kettenformen hält er für die Leber, seitliche Mesodermzellhaufen für die Ovarien. Bei einer ungeschlechtlichen Solitärform (Salpa scutigera) hält er den Stolo prolifer für den Eierstock und erwähnt die Beobachtung Péron's, dass die jungen Salpen, welche sich aus diesem Eierstrang entwickeln, lange Zeit miteinander verbunden bleiben und die längst bekannten Ketten bilden. Diese lösten sich später allerdings wieder auf, denn die alten und grossen Individuen seien stets solitär. Bei der vergleichend anatomischen Methode, welche Cuvier stets übt, ist er darauf bedacht, die den Salpen angewiesene systematische Stellung unter den Mollusken durch die Uebereinstimmung in der Organisation zu erweisen. Im Wesentlichen sind seine neuen Gesichtspunkte hier bereits angedeutet, erfahren später aber noch im Einzelnen eine tiefere Begründung. Den Ausgangspunkt für die Vergleichung bilden die Respirationsorgane. Cuvier homologisirt das Kiemenband der Salpen mit dem gesammten Kiemendarme der Ascidien und setzt diese Gebilde vollständig gleich den vier Kiemenblättern gewisser Mollusken. Diese Art der Homologisirung widerspricht nun allerdings in allen Stücken unseren gegenwärtigen Anschauungen, und es scheint uns vollauf begreiflich, dass Lamarck sich beharrlich sträubte, auf Grund solcher Vergleichungen, die Molluskenverwandtschaft der Tunicaten anzuerkennen.

Cuvier hat in dieser Untersuchung das Salpenmaterial verarbeitet, welches **Péron** auf der französischen Entdeckungsreise 1800—1804 gesammelt hatte. Péron selbst bietet daher in seinem späteren Reisewerk (Voyage de découvertes aux terres Australes. 1807—1810) nur noch einige Bemerkungen über Salpen, die nichts wesentlich Neues enthalten.

Beträchtlich später, 1816, hat **Savigny** (No. 90, p. 124 u. fg.) zwei bereits von Cuvier beschriebene Salpen nochmals behandelt; die Salpa octofora unter dem Genusnamen Pegea, die Salpa cylindrica als Jasis. Obwohl er im Wesentlichen Cuvier's Befunde bestätigt, unterscheidet sich doch seine Darstellung und Auffassung des Salpenkörpers in einigen Punkten. Den gesammten Hohlraum, welcher durch Kiemendarmhöhle und Cloake gebildet und vom Kiemenbande durchsetzt wird, bezeichnet er als Kiemenhöhle und deren Wandungen als Kiemensack. Das Kiemenband ist nach ihm complicirter gebaut, als es Cuvier darstellt, denn er unterscheidet eine untere Kieme, die allein Cuvier's Kiemenband entspricht, und eine obere, kleinere, welche von der Mundöffnung aus gegen das Hinterende des Endostyls sich erstrecken und von Cuvier übersehen worden sein sollte. In zutreffender Weise schildert er ferner das Herz, welches wie bei Ascidien gelagert sei und in einem Pericardium ruhe. Nach dem Nervensystem hat Savigny ebenso erfolglos gesucht wie vor ihm Cuvier;

er beschreibt aber einen Tuberkel (d. i. die Flimmergrube), welcher auch bei Ascidien vorhanden sei und da stets in der engsten Nachbarschaft des Ganglions liege.

In dasselbe Jahr wie die bedeutsame Untersuchung Cuvier's über die Salpen fällt die genauere Mittheilung **Péron**'s über eine eigenthümliche, neue Form, die er Pyrosoma atlanticum nennt (Mémoire sur le nouveau genre Pyrosoma. 1804).

Wohl noch etwas vor Péron hat auf einer von der französischen Regierung ausgesendeten Expedition **Bory de St. Vincent** (Voyage dans les quatre principales iles des Mers d'Afrique. 1804) ein neues Thier unter dem Namen Monophora noctiluca (Bd. I, p. 107, Taf. VI, Fig. 2) beschrieben, welches zweifellos ein Pyrosoma ist. Ueber die systematische Stellung dieser Form, die seiner Meinung nach kaum noch ein Thier zu nennen sei, spricht er sich nur unsicher aus, glaubt aber, dass ihr von allen bekannten Formen Holothuria elegans aus der Zoologia Danica am nächsten stehen dürfte. Die Bezeichnung Monophora hat keinen Eingang gefunden und wurde 1824 von Quoy und Gaimard für andere Formen verwerthet.

Die Pyrosomen wurden von Péron auf der französischen Entdeckungsreise nur an einer bestimmten Stelle in der äquatorialen Zone des Atlantischen Oceans, dort aber in ungeheuren Mengen beobachtet und fielen den Reisenden durch das prächtige Leuchtvermögen auf. Die anatomische Beschreibung, die Péron giebt, ist in allen Stücken ungenügend. Der ganze Stock wird als ein einziges Thier aufgefasst, da die Einzelthiere als solche nicht erkannt, sondern nur die grössten derselben als „Tuberkel" beobachtet worden waren. Augenscheinlich bereitete das Verständniss der Organisation der Pyrosomen Péron selbst nicht geringe Schwierigkeiten, und er greift zu allerlei Hypothesen, um den Organismus nur einigermaassen zu verstehen. So stellt er sich z. B. vor, dass die Ernährung in der Weise erfolge, dass kleinere, fremde Thiere in den grossen Hohlraum des Pyrosoma (d. i. der sog. gemeinsame Cloakenraum des Stockes) eintreten und durch den bewirkten Reiz die „Randtuberkel" der Oeffnung zum Verschlusse derselben anregen. Dann stürben und zersetzten sich die gefangenen Thierchen und lieferten das Ernährungsmaterial für das Pyrosoma. Bei so ungenügender Kenntniss des anatomischen Baues ist natürlich auch die systematische Stellung, die der neuen Form angewiesen wird, keine richtige. Péron hält die Pyrosomen für Zoophyten. Lamarck versetzt sie später (vgl. besonders die Philosophie zoologique. 1809) zu den Strahlthieren, deren erste Ordnung, die Weichstrahlthiere, sie mit Siphonophoren, Beroë und Medusen bilden.

Eine zweite Pyrosomaart hat später **Lesueur** (Mémoire sur quelques nouvelles espèces d'animaux mollusques et radiaires. 1813) als Pyrosoma elegans kurz beschrieben, ohne aber die Organisation richtig erkannt zu haben. Eine dritte Species, das Pyrosoma giganteum, behandelt derselbe

Autor zwei Jahre später (Mémoire sur l'organisation des Pyrosomes, et sur la place qu'ils semblent devoir occuper dans une classification naturelle). In dieser Untersuchung wird klar auseinandergesetzt, dass das Pyrosoma nicht ein einziges Thier sei, sondern sich aus einer sehr grossen Zahl Einzelindividuen zusammensetze. Auch der Bau dieser letzteren wird in vielen Punkten richtig dargestellt; so wird z. B. das Vorhandensein der beiden seitlichen Kiemendarmwände festgestellt, der Verdauungscanal und das Ganglion beobachtet und die beiden an den entgegengesetzten Körperenden liegenden Oeffnungen erkannt. Auf Grund dieser Entdeckungen wird in sehr richtiger Weise das Einzelthier des Pyrosoma mit einer Ascidie verglichen. Im Einzelnen irrt Lesueur vielfach bei der Deutung der Organe. Aus dem Umstande, dass das Wasser, welches in die allgemeine Cloakenhöhle des Stockes gegossen wird, aus den äusseren Oeffnungen der Einzelthiere ausströmt, schliesst er, dass die innere Oeffnung der Mund, die freie am äusseren Ende gelegene der Anus sein müsse. Den Hoden hält er für die Leber, und auch in der Deutung des Darmtractus täuscht er sich, indem er den dorsalen Theil der Leibeshöhle mit dem länglichen Körnerhaufen: Intestinum, den Oesophagus: Pylorus und den Mittel- und Enddarm: Oesophagus nennt. Den Endostyl hält er für ein Gefäss, das in gleicher Lage und Beschaffenheit auch bei Ascidien vorkomme. Er bemerkt auch die jungen, noch im Mutterthiere ruhenden Stöckchen, die aus dem Cyathozooid und den vier ersten Ascidiozooiden bestehen, und vergleicht sie mit der Kettenbrut der Salpen.

In vielen Beziehungen hat bereits im folgenden Jahre **Savigny** (Mémoires sur les animaux sans vertèbres. 1816, p. 51 u. fg.) Lesueur's Irrthümer berichtigt. Savigny's Mittheilungen sind im zweiten Mémoire enthalten, welcher bereits am 1. Mai 1815 im Institut gelesen, aber erst ein Jahr später im Drucke vorgelegt wurde. Jedenfalls geht daraus hervor, dass Savigny ganz selbständig zu seinen Ergebnissen gelangt ist und von Lesueur nicht beeinflusst gewesen sein kann. Viel früher wäre an die entgegengesetzte Möglichkeit zu denken. Im Gegensatze zu Lesueur orientirt er das Einzelthier in der Weise, dass er die Ingestionsöffnung als orifice branchial oder osculum, die Egestionsöffnung als orifice anal bezeichnet. Nach dem Vorgange Cuvier's bei den Salpen betrachtet er die Seite des Endostyls, den er sillon dorsal oder cordons intérieurs nennt, als dorsale, die Rückenseite als ventrale. In zutreffender Weise erkennt er die einzelnen Theile des Verdauungstractus, nur dass auch er wieder den Hoden für den Leberanhang des Darmes hält. Den Kiemendarm stellt er sich lediglich als zwei seitlich gelagerte Kiemenblätter vor, welche ein gitterförmig angeordnetes Gefässnetz führen. Die Peribranchialräume kennt er noch nicht und glaubt die ganze hintere Wand des Kiemendarmes frei, so dass dort das durch das Osculum eintretende Athmungswasser in den hinteren, die Eingeweide umgebenden Theil der Körperhöhle (d. i. Cloakenhöhle) gelangen könne, um, so wie bei den Salpen, durch die hintere Oeffnung zugleich mit den Excrementen wieder nach

aussen befördert zu werden. Das wirkliche Ganglion sammt Flimmergrube und Subneuraldrüse bezeichnet er als tubercule antérieur ou supérieur und unterscheidet einen zweiten, an dem Vorderende des Endostyls liegenden tubercule postérieur ou inférieur, welch letzterer allerdings bei den meisten Individuen nicht wahrnehmbar sei. Es kann sich hierbei nur um eine zufällige Ansammlung von Mesenchymzellen oder Erweiterung des vorderen Endostylendes handeln. Für die Ovarien hält er die beiden seitlichen linsenförmigen Zellhaufen, und als Oviduct bezeichnet er das Vorderende des länglichen, dorsalen Zellhaufens resp. den Theil der primären Leibeshöhle, in welchem derselbe liegt, während der Hinterabschnitt für zwei canaux en siphon angesehen wird. Die Bedeutung dieser canaux en siphon ist ihm nicht ganz klar, doch glaubt er, sie seien „en même temps l'oviductus et l'organe fécondant" (p. 57). So wie Lesueur bemerkt auch Savigny in dem Cloakenraume die jungen Colonien, die sich aus dem Ei entwickelt haben; er nennt sie „germes composés, non destinés à l'accroissement des systèmes, mais à leur multiplication". Die Knospen, deren grundverschiedene Entstehung ihm nicht auffallen konnte, bezeichnet er als „germes simples", welche „étaient donc tous contenus dans le germe composé et primitif" (p. 59).

Gleichzeitig mit der Erweiterung der Kenntnisse über Salpen und Pyrosomen ist die Anatomie der einfachen Ascidien in vielfacher Beziehung klar gelegt worden. Es waren auch hier in erster Linie wieder die Arbeiten **Cuvier's,** welche fördernd gewirkt haben. Seine Untersuchungen beginnen im Jahre 1797 (Note sur l'anatomie des Ascidies), ohne zunächst wesentlich Neues zu bringen. In demselben Jahre hatte auch **Coquebert** (Mémoire sur deux espèces d'Ascidies) zwei vermeintlich neue Formen kurz dargestellt, deren eine aber wahrscheinlich die unter anderem Namen längst bekannt gewordene Cynthia microcosmus sein dürfte. Eine Bereicherung der Kenntnisse über die Organisation der Ascidien bietet aber diese Untersuchung nicht. Weitere Mittheilungen macht später Cuvier 1805 in seinen Leçons d'anatomie comparée (Vol. II, p. 312; Vol. IV, p. 125, 428). Von diesen will ich nur die Beobachtung des Ganglions mit vier ausstrahlenden Nerven hervorheben. Cuvier hält diesen nervösen Apparat jedoch nicht für das Gehirn, sondern bezeichnet ihn als unteres Ganglion und vermuthet noch das Vorhandensein eines eigentlichen Gehirnes, welches „über" dem Munde liegen müsse, sich aber seiner Beobachtung entzogen habe. Ein solches fehlt aber in Wirklichkeit.

Cuvier's ausführliche Arbeit erschien erst 1815 (Mémoire sur les Ascidies et sur leur Anatomie. Mém. d. Mus. T. II) und bildet, wie er selbst hervorhebt, das Ergebniss langjähriger Studien. Die Organisation der Ascidien wird auf den Bauplan der Mollusken zurückgeführt, und von diesem Gesichtspunkte aus erfährt der gesammte Ascidienkörper eine

Orientirung und die einzelnen Organe eine Deutung, die wir gegenwärtig als durchaus verfehlt erkannt haben. Doch war bis in die neueste Zeit hinein Cuvier's Auffassung die herrschende, und die Begründung des Tunicatentypus geht darauf zurück, dass bei Pyrosomen und Synascidien die wesentlich gleichen Bauverhältnisse nachgewiesen wurden, die Cuvier für die Monascidien und Salpen auseinandergesetzt hatte.

Der Cellulosemantel wird als äusserer Sack von dem eigentlichen Körper des Thieres unterschieden: beide seien durch einen allseitig abgeschlossenen, mit Flüssigkeit erfüllten Raum getrennt. Die äussere Haut des Körpers öffne sich an zwei Stellen nach aussen: an der Spitze des Thieres und dann in einiger Entfernung von ihr seitlich. Durch die erste Oeffnung ströme das Wasser zu den Kiemen ein und dann wieder aus; durch die zweite verliessen die Excremente und Geschlechtsproducte das Thier, nicht aber das Athemwasser, wie die älteren Autoren angenommen hätten, da die Kiemenhöhle allseitig abgeschlossen sei und nur durch die obere Oeffnung mit der Aussenwelt in Verbindung stehe. Die Kiemenhöhle sei eine Bildung der äusseren Haut, und es müsse daher als der den übrigen Mollusken gleichwerthige Mund nicht die Ingestionsöffnung, sondern die Oeffnung des Verdauungstractus in die Kiemenhöhle angesehen werden. In der sackförmigen Kiemenhöhle träten manchmal tief nach innen gerichtete Längsfalten auf; diese seien „premiers indices des quatre feuillets branchiaux des bivalves" (p. 11). Eine zweite besondere Körperhöhle sei die Peritonealhöhle, welche einer directen Oeffnung nach aussen entbehre, aber vom Darmcanal durchsetzt würde, dessen Rectum das Peritoneum verlasse, „pour faire flatter son extrémité dans la deuxième production de la tunique propre du corps, en sorte que les excrémens tombent dans cette production qui leur donne issue au travers de la deuxième ouverture (d. i. Egestionsöffnung) de l'enveloppe extérieure" (p. 14). Eine andere allseitig abgeschlossene Höhlung im Körper bilde das Pericardium, das Cuvier nur bei wenigen Formen nicht sicher nachweisen konnte. Hinzugefügt werden Angaben über den Verlauf der grösseren Blutgefässe, über den Bau der Kiemendarmwand, über die Geschlechtsorgane, die ich hier im Einzelnen nicht anführen kann. Er beschreibt richtig die Lage des Ganglions, das er jedoch dem Visceralganglion der Mollusken vergleicht, hält aber den Flimmerbogen für einen Nervenring.

Es ist aus dieser Darstellung leicht zu ersehen, dass Cuvier's Grundirrthum in der unrichtigen Auffassung der Ascidienkieme besteht. Er erkennt nicht, dass es der vordere Theil des Darmtractus ist, welcher durch das Auftreten besonderer Perforationen zum respiratorischen Organe umgebildet ist, und übersieht auch das Vorhandensein eines Peribranchialraumes. Wären ihm diese Verhältnisse nicht entgangen, so hätte er niemals die Vergleichungen mit den Mollusken in der Weise durchführen können, wie er es gethan hat, und auch das Kiemenband der Salpen

würde er im Vergleich zur Kieme der Ascidien anders beurtheilt haben, als es geschehen ist.

Auch **Savigny** (No. 90, Mém. III, p. 83 u. fg.) hat bald nach Cuvier die Anatomie der einfachen Ascidien behandelt und in allen wesentlichen Punkten die Angaben seines Vorgängers bestätigt. Eingehendere Mittheilungen macht er über die Structur der Kiemendarmwandung verschiedener Formen und über den Darmcanal. Die Region des letzteren bezeichnet er hier sowie auch bei den zusammengesetzten Ascidien als Abdomen, den vorderen Körperabschnitt als Thorax.

Endlich habe ich noch zweier Untersuchungen von **C. G. Carus** über die einfachen Ascidien Erwähnung zu thun. Die erste erschien im deutschen Archiv für Physiologie, Bd. 2, 1816; die zweite enthält eigentlich nur die Abbildungen und deren ausführliche Erklärung und wurde 1821 veröffentlicht (Beitrag zur Kenntniss des inneren Baues und der Entwicklungsgeschichte der Ascidien). Er beschreibt und bildet ab eine Anzahl noch sehr kleiner festsitzender Formen, welche aber bereits im wesentlichen den Bau der ausgebildeten Thiere aufweisen müssen, so dass ihre Bezeichnung als „Ei" in keiner Weise mehr gerechtfertigt erscheint. Seine anatomischen Darlegungen bieten nichts wesentlich Neues, was sich als bleibend richtig erwiesen hätte.

Das Verdienst, die Anatomie der zusammengesetzten Ascidien so weit klargelegt zu haben, dass die Zusammengehörigkeit der früher zu den Alcyoniden und Polypen gerechneten Formen und der Monascidien und Salpen sich mit Nothwendigkeit ergab, gebührt in erster Linie **Savigny** (Mémoires sur les animaux sans vertèbres. 1816). Zwar hatte schon Renier, wie ich oben ausgeführt habe, solche Beziehungen behauptet, aber sie gründeten sich auf ungenügende anatomische Befunde, und seine Reflexionen erwiesen sich daher wenig fruchtbar. Auch Desmarest und Lesueur (vergl. weiter unten) haben ganz ähnliche Ergebnisse wie Savigny noch vor diesem veröffentlicht. Aber es ist zweifellos, dass ihnen die Resultate Savigny's bekannt gewesen sein mussten. Savigny's erster Mém. ist am 6. Februar 1815 im Institut gelesen worden, und über die weiteren Vorgänge schreibt er (p. 28): „M. Cuvier, en examinant avec moi les dessins relatifs à mon premier Mémoire, a cru y voir une organisation rapprochée de celle des Ascidies de sa quatrième division. La comparaison que nous avons faite aussitôt de ces dessins et de ceux qu'il avait lui même exécutés pour l'anatomie des Ascidies, a confirmé ce soupçon. Le 17 février 1815. Ce résultat, que sa parfaite évidence rendait intéressant, était connu huit jours après de tous les zoologistes de la capitale."

Noch zu Anfang des Jahres 1815 hat **Lamarck** (Suite des Polypiers empatés) die Botrylliden als Polypen betrachtet. Er theilt die betreffende Familie in zwei Genera, in Botryllus und Polycyclus, und erwähnt aus-

drücklich, dass diese gegenüber den anderen Polypen mancherlei Besonderheiten darböten. Aber die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Ascidien hat er nicht geahnt, da er bei den Botrylliden die Verhältnisse des Darmes und im besonderen des Kiemendarmes nicht aufzudecken vermocht hatte.

Diesen Untersuchungen Lamarck's gegenüber bezeichnen die Beobachtungen von **Desmarest** und **Lesueur** (Note sur le Botrylle étoilé. 1815) einen entschiedenen Fortschritt, obwohl sie in einiger Hast angestellt zu sein scheinen und an Gründlichkeit mit der ganz gleichzeitig veröffentlichten Studie Lesueur's über Pyrosoma giganteum (vgl. oben p. 37) sich nicht vergleichen lassen. Die Organisation des einzelnen Botryllusthieres ist nur mangelhaft erkannt worden, aber doch wird mit Nachdruck auf dessen grosse Aehnlichkeit mit Pyrosoma hingewiesen, eine Ansicht, die sich bis auf den heutigen Tag einer sehr verbreiteten Anerkennung erfreut. Bezüglich des Synoicum turgens sind sie kaum weiter gekommen als 40 Jahre früher Phipps in seiner allerdings mustergültigen Darstellung. Ihr Ergebniss ist, dass diese Formen nicht länger als Polypen betrachtet werden dürften, sondern zu den Salpen, Pyrosomen und Ascidien gehörten: „Tous ont pour caractères communs des branchies en forme de membranes, tapissant, en tout ou en partie, la cavité interne où s'ouvre la bouche. Point de parties solides ou de test" (p. 77).

Ein weitaus umfangreicheres Material als seine Vorgänger behandelt **Savigny.** Trotzdem zeigt er tiefere Gründlichkeit bei der Untersuchung des einzelnen Objectes, dessen Organisation er nach allen Richtungen hin klarzulegen versucht. So gelingt es ihm denn auch alle Organe in genau den gleichen Lagebeziehungen bei den Synascidien nachzuweisen, wie sie namentlich durch Cuvier und früher schon in der Zoologia Danica durch Müller bei den Monascidien dargestellt worden waren. Wollte ich das im Einzelnen hier ausführen, so müsste ich lediglich das wiederholen, was ich in einem früheren Abschnitte über die Monascidien erwähnt habe. Es genüge daher die Mittheilung, dass er die Kieme, den Darmcanal, Ganglion, Herz mit Pericardium, die darmumspinnende Drüse (Diazona), die Geschlechtsorgane bei Synascidien nachweist und zeigt, wie bei den verschiedenen Genera die einzelnen Organe bestimmte Veränderungen erfahren. Er orientirt den Körper des Einzelthieres ganz in Uebereinstimmung mit Cuvier und Bosc in der Weise, dass er die Endostylseite als den Rücken, die entgegengesetzte als Bauch bezeichnet, bemerkt aber zutreffend, dass diese Regionen bei der Vergleichung mit Mollusken umgekehrt werden müssten: „Mais si nous voulions comparer et les Biphores et les animaux des Alcyons en question aux Mollusques bivalves, ces régions seraient obligées d'échanger leur dénomination: le ventre et la poitrine deviendraient le dos; la gauche, la droite, etc." (p. 6). Seine Systematik der Ascidien, die später natürlich mannigfache Veränderungen hat erfahren müssen, versucht er auf vergleichend anatomischer Grundlage aufzubauen. Ein wichtiges Eintheilungsprincip ist ihm die Beschaffenheit

der beiden äusseren Oeffnungen. Er ist wohl der erste, der die geschwänzten Ascidienlarven (bei Botryllus, Taf. 21), freilich noch innerhalb des Follikels, gesehen hat, und bezeichnet sie als oeuf arrivé a son degré de maturité, wusste aber allerdings die einzelnen Theile nicht zu deuten.

So wie Desmarest und Lesueur (No. 88, p. 74) bestätigt auch Savigny die alte Mittheilung von Pallas-Gärtner über die Contraction der Einzelthiere des Stockes bei bestimmten Reizen (vergl. oben p. 28). Andererseits hält er aber auch Renier's Beobachtung für zutreffend, dass bei einem starken Reiz auf eine bestimmte Stelle eines Botryllusstockes nicht nur das benachbarte System, sondern nach und nach auch die entfernteren sich contrahirten (p. 123). Es besteht jedoch zwischen den Einzelthieren keine nervöse Verbindung.

So wie er das Einzelthier des Synascidienstockes richtig mit dem Einzelthier des Pyrosomastockes, mit einer Monascidie oder einer Salpe vergleicht, versucht er einen schärferen Vergleich des ganzen Pyrosoma mit Synascidien durchzuführen. Doch ist dieser letztere nicht richtig ausgefallen, denn er erachtet ein Pyrosoma nicht etwa einem ganzen Botryllusstocke, sondern nur einem Systeme eines solchen für vollkommen gleichwerthig (p. 123).

So war also bereits zu Anfang des Jahres 1816 die Uebereinstimmung im Bau der Salpen, Pyrosomen und sämmtlicher Ascidien fest begründet, und nothwendiger Weise musste man diese verschiedenen Formen unter einer höheren Gruppe zusammenfassen, deren systematische Stellung es zu bestimmen galt. Denn wie oben ausgeführt wurde, waren früher die verschiedenen, z. Th. ganz nahe verwandten Formen in weit entfernten Gruppen untergebracht worden, und es musste nunmehr untersucht werden, welcher derselben die vereinigten Tunicatenformen einzufügen seien. Diese Frage ist in verschiedener Weise beantwortet worden, ebenso wie auch die Lösung der zweiten Aufgabe, eine systematische Gruppirung der Formen innerhalb der Tunicatengruppe selbst vorzunehmen, auf mannigfachem Wege versucht worden ist.

Als den ersten, der noch vor dem Erscheinen von Savigny's Werk die systematischen Verhältnisse der später als Tunicaten bezeichneten Formen auseinandergesetzt hat, habe ich hier **Blainville** (Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. 1816) zu nennen. Er bezeichnet die fragliche Gruppe als Salpyngobranches und rechnet sie dem Typus der Mollusken zu und zwar der Classe der Acephalen, wohin früher bereits Cuvier und Lamarck die Monascidien und Salpen gestellt hatten (vergl. oben p. 33). Die Eintheilung der Salpyngobranchia trifft er nach der freien oder festsitzenden Lebensweise und innerhalb dieser

beiden Gruppen darnach, ob die Thiere einfach oder stockbildend seien. Sein System der Mollusken ist also folgendes:

Classe I. Céphalophores.

Classe II. Acéphalophores.

I. *Palliobranches.*
II. *Lamellibranches.*
III. *Salpyngobranches.*
fixé { Simples. Agrégés.
libres { Simples. Agrégés.

Unter vollkommener Berücksichtigung der Untersuchungen Cuvier's, Lesueur's und Savigny's hat **Lamarck** (Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Bd. III, p. 80. 1816) die Classe der Tuniciers oder Tunicata aufgestellt. Bei der Abfassung des ersten Bandes (1815), die zeitlich vor jene Untersuchungen fällt, hat Lamarck noch nicht an eine besondere Tunicatenclasse gedacht, denn er theilt dort (p. 381) das gesammte Thierreich in 14, die Wirbellosen in 10 Classen, unter welchen die Tunicaten fehlen. Erst später hat er diese als eine vierte, besondere Classe zwischen die Radiaten und Würmer eingeschoben, da er mit Recht erkannte, dass die Tunicaten von den Mollusken zu verschieden seien, um mit diesen in einer Gruppe vereinigt zu werden. Er theilt die Classe in zwei Ordnungen und unterstellt diesen direct die einzelnen Gattungen, ohne besondere Familienbezeichnungen einzuführen, obwohl er mehrfach darauf hinweist, dass manche Gattungen durch gewisse ähnliche Organisationseigenthümlichkeiten mit einander näher verbunden erscheinen. In der nachfolgenden Tabelle habe ich das durch seitliche Klammern, welche die betreffenden Genera vereinigen, angedeutet.

IV. Classe. Tuniciers (Tunicata).

I. Ord. Tuniciers réunis ou Botryllaires.

{ Pulmonelle (Aplidium).
  Eucèle (Eucoelium).
  Synoïque (Synoicum).
{ Sigilline (Sigillina).
  Distome (Distomus).
  Diazome (Diazoma).
{ Astrole (Polyclinum).
  Polycycle (Polycyclus).
  Botrylle (Botryllus).
  Pyrosome (Pyrosoma).

II. Ord. Tuniciers libres ou Ascidiens.

Biphore (Salpa).
Ascidie (Ascidia). Hierunter 22 Arten angeführt, die in drei Gruppen gebracht sind.
Bipapillaire (Bipapillaria).
Mammaire (Mammaria).

Das Genus Bipapillaria enthält nur eine Species, deren Kenntniss er einem Manuscript Péron's verdankt. Die Mammaria entnimmt er der Zoologia Danica O. F. Müller's. Beide Gattungen sind seither wieder eingezogen worden.

Savigny betrachtet die Tunicaten, die er Classe der Ascidiae bezeichnet, im Anschlusse an Cuvier als „Mollusques hermaphrodites et acéphales". Auch er theilt, wie Lamarck, die Classe in zwei Ordnungen, die aber wesentlich anderen Umfanges sind als bei diesem. Nur für die erste Ordnung hat er eine genauere systematische Eintheilung gegeben:

I. Ord. Ascidiae tethydes.

1. Fam. Tethyae.

I. Téthyes simples.

1. Sect. Orifices à quatre rayons.
1. Boltenia (Corps pédiculé).
2. Cynthia (Corps sessile).

2. Sect. Orifices à plus de quatre rayons, ou sans rayons distincts.
3. Phallusia (Corps sessile).
4. Clavelina (Corps pédiculé).

II. Téthyes composées.

3. Sect. Orifices ayant tous deux six rayons réguliers.
5. Diazona.
6. Distoma.
7. Sigillina.

4. Sect. Orifice branchial ayant seul six rayons réguliers.
8. Synoicum.
9. Aplidium.
10. Polyclinum.
11. Didemnum.

5. Sect. Orifices dépourvus tous deux de rayons.
12. Eucoelium.
13. Botryllus.

2. Fam. Luciae.
14. Pyrosoma.

II. Ord. Ascidiae Thalides.

In seiner berühmten Abhandlung aus dem Jahre 1812 (Sur un rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal), in welcher das Thierreich in vier embranchements oder Kreise und jeder Kreis in vier Klassen getheilt werden, führt **Cuvier** noch keine Vertreter

der Tunicaten besonders auf, da er sich diese auf niedere Gruppen vertheilt dachte. In der Ausgabe des Règne animal vom Jahre 1817 sind die Tunicaten als Acéphales sans coquilles unter den Mollusken angeführt, in derselben systematischen Stellung also und unter dem gleichen Namen, unter welchem er bereits 1798 Biphores und Ascidies zusammengefasst hatte. Die Beziehungen, welche er damals zwischen Browne's Thalia und den Gasteropoden zu erkennen glaubte, haben sich ihm demnach durch die inzwischen veröffentlichten eingehenderen Untersuchungen als nicht bestehend erwiesen. Den vier Classen der Mollusken, welche er im Jahre 1812 aufgestellt hatte, sind nunmehr zwei neue hinzugefügt worden: die Brachiopoden und Cirrhopoden, deren systematische Stellung gegenwärtig allerdings ganz anders beurtheilt wird. Innerhalb der Mollusken, Cuvier's deuxième grande divison du règne animal, nehmen demnach die Tunicaten mit ihren einzelnen Gruppen folgende Stellung ein:

I. Classe. Céphalopodes.
II. Classe. Ptéropodes.
III. Classe. Gastéropodes.
IV. Classe. Acéphales.
I. Ord. Acéphales testacés.
II. Ord. Acéphales sans coquilles.
1. Fam. Simples.
Biphores. Bruguière (Thalia Brow., Salpa et Dagysa Gm.).
Thalia.
Biphores propres.
Ascidies (Ascidia Lin., Thethyon des anciens).
2. Fam. Composés.
Botrylles (Botryllus Gärtn.).
Pyrosomes (Pyrosoma Péron).
Polyclinum Savigny.
V. Classe. Brachiopodes.
VI. Classe. Cirrhopodes.

Das Eintheilungsprincip Cuvier's ist dasselbe wie bei Lamarck, und die beiden Familien der nackten Acephalen entsprechen genau den beiden Ordnungen der Tunicaten. Bei Cuvier fällt gegenüber Lamarck und Savigny die grosse Armuth an Gattungen bei den zusammengesetzten Formen auf. Cuvier glaubt nämlich, dass es richtiger sei, Savigny's Genera Aplidium, Didemnum u. s. w. einzuziehen und unter einem Gattungsnamen zusammenzufassen. Die Folgezeit hat ihm hierin nicht Recht gegeben, und ebensowenig erwies sich die Zusammenfassung aller Monascidien und der Clavelina unter dem Gattungnamen Ascidia, was lediglich ein Zurückgehen auf Linné bedeutete, weiterhin als zweckmässig.

Diesen anatomischen und systematischen Darstellungen der Tunicaten gegenüber bezeichnet es einen geradezu unbegreiflichen Rückschritt, wenn **Lamouroux** (Exposition méthodique des genres de l'ordre des Polypiers. 1821) die zusammengesetzten Ascidien von den übrigen Tunicaten ab-

trennt und als Polyclinées zu den Polypen stellt. Diese tiefgreifende systematische Veränderung beruht nicht etwa auf neuen Untersuchungen, denn Lamouroux bemerkt selbst (p. 72), dass er diese Formen lediglich aus der Darstellung Savigny's kenne. Aus dieser will er aber entnommen haben, dass die Synascidien mehr Aehnlichkeit mit den Polypen als mit den einfachen Ascidien und Salpen besässen. Wie er freilich zu einer solchen Auffassung gelangen kann, bleibt geradezu räthselhaft. Die acht Gattungen, die er in der Ordnung der Polyclinées anführt, sind die nämlichen, die Savigny aufgestellt hat.

5. Die Entdeckung des Generationswechsels der Tunicaten.

Das Verdienst, den Generationswechsel der Salpen entdeckt zu haben, gebührt **Ad. Chamisso** (De Animalibus quibusdam e classe vermium. I. Fasc. De Salpa. 1819). Es besteht nicht etwa in der Feststellung der Thatsache, dass die solitär lebenden Formen eine Salpenkette hervorgehen lassen, denn diese Beobachtung war längst gemacht worden und allgemein bekannt. Wie ich oben erwähnt habe, theilte Cuvier bereits im Jahre 1804 Péron's Entdeckung mit, dass die aus dem Eierstrang (d. i. dem Stolo) hervorgehende Brut lange Zeit miteinander in Verbindung bleibe und die bekannten Salpenketten bilde, die bereits Forskål aufgefallen waren. Andererseits hat bereits Cuvier in seiner Salpa cristata, die die Kettenform der Salpa pinnata darstellt, nur einen einzigen Embryo gefunden (No. 76, p. 374, Fig. 11). Was aber vor Chamisso niemand geahnt hat, ist die Erscheinung, dass einmal bei den aufeinanderfolgenden Generationen ein regelmässiger Wechsel von der Erzeugung eines Embryos und einer Kettenbrut besteht und dass zweitens die Thiere beider Generationen von einander verschieden sind. Gerade dieser letztere Umstand war es, welcher die allgemeinste Aufmerksamkeit erregte, aber freilich zum grossen Theil ungläubig aufgenommen wurde, denn zu sehr war man an den Gedanken gewöhnt, dass der Organismus des Kindes in allen Theilen eine getreue Wiederholung der Eltern bilden müsse.

Die Erscheinung, dass bei den Salpen regelmässig eine Generation von Kettenformen und eine Solitärform abwechseln, bezeichnet bereits Chamisso als Generationswechsel „alternatio generationum". Er beschreibt die regelmässige Anordnung der Fötus der Solitärsalpe in zwei Reihen zu einer Salpenkette und findet in jedem Individuum dieser letzteren nur einen einzigen Embryo, der wiederum der Solitärform gleicht. Es ist ihm auch die Kettenform der Salpa zonaria bekannt, die sich durch den Besitz mehrerer einzelner Embryonen vor den übrigen Arten auszeichnet. Er erwähnt ferner einzelne Unterschiede in der Organisation beider Generationen, die in der Musculatur, dem Verlaufe des Darmcanales, den Fortpflanzungsorganen und in besonderen Haftgebilden der Kettenformen bestehen. So seien also die aufeinanderfolgenden Generationen stets verschieden, aber immer das Enkelkind seiner Grossmutter,

die Mutter dagegen der Urgrossmutter oder Urenkelin gleich: „Species Salparum sub duplici conspiciuntur forma, prole per totum vitae cursum parenti dissimili, stirpem autem huic similem generante, ita ut quaelibet Salpa matri aeque ac filiabus dispar, aviae, nepotibus et sororibus par sit. Utraque, more molluscorum acephalorum, androgyna vel more foeminea, utraque vivipara, sed altera animal solitarium, multiparum, altera stirpem compositam animalibus necessario nexu congregatis, uniparis, demonstrans“ (p. 2).

Ein wichtiges Moment des Generationswechsels ist aber Chamisso unbekannt geblieben, nämlich der Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Zeugung bei den aufeinanderfolgenden Generationen. So wie die Solitärform im Kettenthier, lässt er auch die Salpenkette im Einzelthier aus Eiern hervorgehen, indem er, der Autorität Cuvier's folgend, den Stolo prolifer für einen Eierstrang ansieht: „Animalia multa ex eadem classe ova pariunt concatenata et animal prorsus simile parenti, singulum e quoque ovo, prodit. Salparum autem proles solitaria, vice ovorum, animantia concatenata parit, et Salpa solitaria primae similis parenti, ex illis tandem, ut ex ovo, e singulo singula excluditur. Ita ut quodammodo dicere possis, prolem solitariam esse animal, et prolem gregatam ova solummodo congregata et viva“ (p. 2—3). Bei einer solchen Auffassung der Entstehung der Kettengeneration versucht er, die Erscheinungen des Generationswechsels dadurch verständlicher zu machen, dass er auf die Metamorphose der Insekten und Frösche hinweist, in welcher er ähnliche Verhältnisse zu erkennen glaubt. Gefördert wird aber das Verständniss des Generationswechsels durch diesen Hinweis in keiner Weise, denn die Erscheinungen sind da und dort so grundverschieden, dass ein jeder Versuch, die cyklische Entwicklung der Salpen aus der Metamorphose abzuleiten, von vornherein aussichtslos ist.

Chamisso's Anschauungen haben in der ersten Zeit vielfachen Widerspruch erfahren. Einestheils gründete sich dieser darauf, dass neue, jedoch auf ungenügenden Beobachtungen beruhende Angaben vorgetragen wurden, mit welchen sich die Lehre vom Generationswechsel nicht vertrug, andererseits darauf, dass die richtigen Beobachtungen eine falsche Deutung erfuhren.

In seinem mehr referirenden Artikel „Salpa“ (Dictionnaire des scienc. natur. 1827) äusserst sich **Blainville** über die Zuverlässigkeit von Chamisso's Mittheilungen nicht ohne einige Zurückhaltung. Da ihm selbst ausgedehntere eigene Erfahrungen zu fehlen scheinen, ist er genöthigt, sich an die Angaben anderer zu halten, und diese widersprachen alle den Befunden Chamisso's. Er bemerkt, dass Péron auf seinen weiten Reisen immer die alten Salpen solitär angetroffen habe, und erklärt offen, die Lehre vom Generationswechsel überhaupt nicht verstehen zu können (p. 106).

Mangelhafte Beobachtungen waren es, welche **Lesson** (Duperrey, Voyage autour du monde. T. II, Pars. I. 1830) dazu veranlassten, die

Salpenketten dadurch zu erklären, dass die Einzelthiere sich zum Zwecke der Begattung aneinanderlegen. Nach vollzogener Befruchtung sollte ihr Zusammenhang sich wieder lösen (p. 265).

Ganz eigenthümlich und jedenfalls auf sehr ungenauen Beobachtungen aufgebaut ist die Ansicht, die **Tilesius** (Beiträge zur Naturgeschichte der Medusen. 1831) über den Generationswechsel der Salpen geäussert hat: „Ich betrachte daher die Medusen und Salpen als die Hauptrepräsentanten unter den animalibus siphonizantibus, wozu mich besonders das Fortpflanzungsgeschäft der letzteren und die öftere Beobachtung der vereinigten stark leuchtenden und in beständiger isochronischer Respirationsbewegung begriffenen Brut der Salpen, die unter dem Namen Pyrosoma, Monophora, Noctiluca und Telephorus bekannt geworden, und noch heut zu Tage, dem äusseren Scheine nach, für eine Ordnung von höheren schon ausgebildeten Pflanzenthieren gehalten wird, bestimmt haben. Was bei den Ascidien und Salpen aber blos im Fortpflanzungsgeschäft und bei den vereinigten Embryonen derselben geschieht, in welchem Zustande sie nämlich den Uebergang zu den Zoophyten (Alcyonien) bilden, das geschieht unter den Medusen schon bei den ausgewachsenen Thieren, und zwar nur bei einigen wenigen Familien derselben, bei den Cassiopeen, Rhizostomen und Cepheen durch die Nutritionsform" (p. 252).

Besondere Klarheit wird man diesen Ausführungen nicht gerade nachrühmen können. Es ist nämlich gar nicht zu entnehmen, ob sich Tilesius die weitere Umwandlung der „Alcyonien-ähnlichen Brut der Salpen" zur ausgebildeten Salpe nach Art einer einfachen Metamorphose erfolgend denkt, oder ob er — wie Chamisso für die Salpenketten angenommen hat — einen neuen Zeugungsact bei der Brut voraussetzt. Da durch ältere Autoren, die Tilesius wohl bekannt gewesen sein müssen, in den Pyrosomastöcken eine neue Brut und die vermeintlichen Eierstöcke bereits nachgewiesen worden waren, dürfte das letztere wahrscheinlicher sein, und es läge dann seiner Ansicht nach Generationswechsel vor. Stiessen schon Chamisso's Auffassungen, welche doch nur verschiedene Salpenformen durch einen gemeinsamen Entwicklungscyklus verbunden darstellten, auf allseitigen Widerspruch, so ist es begreiflich, dass ein Alterniren so verschiedener Formen wie Salpen und Pyrosomen gar keine Gläubigen fand und die Erörterungen von Tilesius kaum discutirt wurden.

Nicht besser ist es mit der Genauigkeit der Beobachtungen **Meyen**'s (Nova Acta Acad. Leopold. Carol. Bd. 16. 1832) bestellt. Da dieser auf seinen weiten Reisen keine Solitärform mit wohl entwickelter Kettenbrut fand, obwohl stets zahlreiche freischwimmende Salpenketten anzutreffen waren, glaubte er, dass diese letzteren in anderer Weise entstehen müssten, als Chamisso angiebt. Die von diesem Forscher in den Solitärformen beobachteten Kettenfötus seien durchaus nicht die jugendlichen Salpenketten, sondern ganz verschiedene Bildungen. Die Zusammenkettung der Salpen betrachtet er als einen willkürlichen Vorgang und beschreibt z. B. die Trennung und Wiedervereinigung der Salpa democratica, einer

Form, die aber beständig solitär lebt und niemals Ketten bildet. Beiläufig will ich nur bemerken, dass bereits Forskål irrthümlicher Weise eine Vereinigung der Salpa democratica behauptet hat und Meyen's Irrthum vielleicht dadurch mit veranlasst sein möchte.

Quoy und Gaimard (Voyage de l'Astrolabe, Bd. III. 1834) bestätigen Chamisso's Beobachtungen, dass es bei den Salpen zweierlei Formen gebe: erstlich Individuen mit nur ein oder zwei (?) Embryonen und zweitens „individus multipares". Die Brut dieser letzteren sei rosenkranzförmig angeordnet, und die einzelnen Kettenthiere erwiesen sich von dem Mutterthiere oft recht verschieden. Obwohl sie erwähnen, dass Mertens ihnen gegenüber mündlich Chamisso's Angaben über den Generationswechsel auf Grund eigener Untersuchungen bestätigt habe*), geben sie doch ihren eigenen Beobachtungen, die sie eigentlich zu demselben Ergebnisse hätten führen müssen, eine ganz andere Deutung. So wie ihre Vorgänger betrachten sie die Erzeugung der Kettenbrut nur als eine Modification des geschlechtlichen Zeugungsactes eines einzigen Embryos, lassen diese beiden Formen der Fortpflanzung aber nicht mit Chamisso bei den aufeinanderfolgenden Generationen regelmässig abwechseln, sondern glauben, dass dieselben Thiere je nach Umständen die eine oder die andere Zeugungsart darböten: „selon certaines circonstances, ils doivent être unipares ou multipares" (p. 569).

Eine besondere Berücksichtigung verdienen die Ausführungen **Eschricht's** (Anatomisk-physiologiske Undersögelser over Salperne. 1841), der durch seine ausgezeichnete Untersuchung zuerst das Vorkommen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Salpen erwiesen und dadurch der Theorie des Generationswechsels eine wesentliche Stütze geschaffen hat, dennoch aber Chamisso's Ansicht bekämpft. Sein Widerspruch gegen die Lehre vom Generationswechsel beruht also auf einer irrthümlichen Deutung seiner richtigen Beobachtungen.

Obwohl Eschricht nur eine Anzahl Spiritusexemplare zur Verfügung gestanden haben, berichtet er doch eine Reihe anatomischer und histologischer neuer Thatsachen namentlich über das Nerven- und Muskelsystem. Am bedeutsamsten sind aber seine Angaben über den Stolo, dessen Anatomie er besser verstanden hat als mancher seiner Nachfolger. So konnte es ihm denn auch nicht entgehen, dass die Kettenbrut nicht etwa aus einer Serie zusammengeklebter Eier entstehe, sondern aus einem Stolo prolifer, der eine besondere, vom Eierstock verschiedene Bildung darstelle. „Die Bedeutung dieser Kette ist weder die einer Kette von Eierkapseln, noch die eines Eierstockes, einer Gebärmutter, eines Keimsackes oder eines Keimstockes. Sie ist eine eigene Form, die wohl am zweckmässigsten Keimröhre genannt werden kann."

*) „Et M. Mertens nous a assuré qu'elles se perpétuaient diversement dans les générations successives" (p. 568).

Im Gegensatze zu Lesson und Meyen bestätigt er also Chamisso in dem wichtigen Punkte, dass alle Salpenketten bereits von Fötusketten herstammen und dass eine Kettenbildung durch nachträgliche Vereinigung ursprünglich solitärer Formen ausgeschlossen sei. Bezüglich der Art und Weise der Bildung der Fötusketten kommt er sogar weit über Chamisso hinaus; aber es gelingt ihm nicht, sich davon zu überzeugen, dass die beiden Fortpflanzungsarten streng auf die verschiedenen Generationen vertheilt seien. Sein Zweifel berührt seltsam genug, denn er ist durch seine Beobachtungen nicht gerechtfertigt. Er findet nämlich in einer Solitärform *(Salpa cordiformis)* eine noch ganz im mütterlichen Körper eingeschlossene, wohl ausgebildete kleine Salpenkette. Die einzelnen Individuen dieser letzteren, die jungen *Salpa zonaria* ähnlich waren, zeigten in ihrem Inneren bereits die Anlage der folgenden Generation und zwar in Form vereinzelter Embryonen und nicht etwa einer Fötuskette. Eigenthümlicher Weise zweifelt er aber daran, dass die Individuen der Salpenkette auch weiterhin während ihres ganzen Lebens nur vereinzelte Embryonen*) gebären, und hält es für wahrscheinlicher, dass sie sich in ihrem Alter aus der Kettenverbindung loslösen, unter Verlust der Haftapparate zu bleibenden Solitärformen ausbilden und als solche mit der zweiten Fortpflanzungsart, der Bildung der Fötusketten, beginnen. Er glaubt also, „dass überhaupt alle jungen Salpen einfache, die alten Salpen zusammengesetzte Brut gebären", dass also geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung in verschiedene Lebenszeiten ein und desselben Individuums fallen. Würde er nur einen einzigen Embryo eines Kettenthieres auf einem etwas vorgerückteren Entwicklungsstadium angetroffen haben, so hätte er sich leicht überzeugen müssen, dass dieser nicht etwa wieder einen Einzelembryo, sondern bereits einen Stolo prolifer producirt, und er würde die Lehre vom Generationswechsel in vollem Umfang anerkannt haben, statt sich zu ihr in Gegensatz zu stellen.

Was die Art der vermeintlichen Umbildung der jungen, Einzelembryonen tragenden Kettenthiere zu den alten und ausgebildeten, die Ketten producirenden Solitärformen anbelangt, die Eschricht natürlich nicht gesehen haben konnte, sondern nur als wahrscheinlich stattfindend voraussetzte, so hält er sie nicht einmal einer Metamorphose für gleichwerthig, wenigstens nicht überall. Nur manche junge Kettenthiere hätten eine ziemlich abweichende Gestalt, die aber durch die Kettenverbindung selbst verursacht sei, und diese Formen gingen erst spät in die bleibenden über.

Eine Reihe Widernatürlichkeiten, zu welchen Eschricht's Auffassung des Entwicklungscyklus der Salpen führt, hat bald darauf **Steenstrup** (Ueber den Generationswechsel. 1842) zu einer scharfen Kritik Veranlassung gegeben, in welcher er nachweist, dass die von Eschricht selbst ge-

*) Bekanntlich findet eine Erneuerung des Eierstockes überhaupt nicht statt, sondern dieser erschöpft seinen Inhalt bei der Production der ersten und einzigen Embryonalbrut.

schaffene empirische Grundlage zu der alten, von Chamisso bereits aufgestellten Theorie eines Wechsels der Generationen bei den Salpen zurückführe. Wie sehr sich übrigens seit den Tagen, da Steenstrup seine Bedenken niederschrieb, unsere Ansichten darüber, was naturwidrig sei, geändert haben, ist nicht ohne Interesse. Wie oben ausgeführt, glaubt Eschricht, dass die jugendlichen Salpen (als Kettenformen) Einzelembryonen, im ausgebildeten Zustande aber Stolonen bilden. Dazu bemerkt nun Steenstrup: „Dagegen muss ich jedoch viertens einwenden, dass es jedem natürlichen Gedanken, allen bekannten Naturerscheinungen und allen physiologischen Grundsätzen widerspricht, dass ein Thier sich fortpflanzen sollte, bevor es seine vollkommene Form und Entwicklung erreicht hat. Wenn auch der Prof. Eschricht annimmt, dass die drei ersten Behauptungen seiner Hypothese der Natur nicht widerstreiten, die letzte wenigstens wird man doch naturwidrig nennen müssen" (p. 42). Ganz abgesehen von den Erscheinungen der Pädogenese haben wir bekanntlich in neuester Zeit durch Chun in der Dissogonie der Rippenquallen Zeugungsvorgänge kennen gelernt, welche den von Eschricht irrthümlicher Weise für Salpen behaupteten in gewissem Sinne ähnlich sind.

Neue Thatsachen aus dem Entwicklungsleben der Salpen theilt Steenstrup nicht mit, und die grundlegenden Ansichten, welche er über den Generationswechsel darlegt, sind zu bekannt, als dass ich sie hier weiter ausführen müsste. Eschricht's Beobachtungen an Salpen über die Fortpflanzungsart durch die „Keimröhre", welche von der geschlechtlichen Zeugung durch Eier als verschieden sich erwiesen hatte, weiss Steenstrup mit Chamisso's Entdeckung zu verbinden. Er gelangt so dazu, nicht nur eine Formverschiedenheit der Individuen in den aufeinander folgenden Generationen, sondern auch deren verschiedene Fortpflanzungsarten zu behaupten. Obwohl unter einigem Vorbehalt, entschliesst er sich doch dazu, den Vergleich mit den anderen durch cyklische Entwicklung ausgezeichneten Formen der Cölenteraten und Würmer in der Weise zu ziehen, dass er die Solitärsalpe als „Amme" und ihre Vermehrungsweise als „Aufammen" betrachtet.

Eine eingehende Behandlung des Generationswechsels der Salpen hat **Krohn** (Observations sur la génération des Biphores. 1846) gegeben. Er bestätigt sowohl Chamisso's Mittheilungen über die regelmässige Aufeinanderfolge heteromorpher Generationen als auch Eschricht's Angabe über eine von der Eibildung vollständig verschiedene Vermehrungsart der Solitärformen. In ersterer Beziehung hat er die Zusammengehörigkeit einer ganzen Reihe bisher als verschiedene Arten betrachteter Formen überzeugend nachgewiesen und den Generationswechsel bei sieben Species (und nur bei einer unvollständig) verfolgt. Ich lasse eine kleine Tabelle folgen, aus welcher ersichtlich wird, wie wichtig auch in systematischer Beziehung Krohn's Untersuchung ist, da sie zeigt, dass fünf verschiedene Arten in den Listen seiner Vorgänger unter 20 verschiedenen Namen angeführt worden sind.

Proles solitaria.	*Proles gregata.*
1. Salpa democratica. Forskål. S. spinosa. Otto.	S. mucronata. Forskål. S. pyramidalis. Quoy et Gaimard.
2. Salpa africana. Forskål.	S. maxima. Forskål. S. Forskalii. Lesson.
3. Salpa runcinata. Chamisso.	S. fusiformis. Cuvier. S. maxima. (Variet. prim. Forskål.) S. runcinata gregata. Chamisso.
4. Salpa scutigera. Cuvier. S. vivipara. Péron et Lesueur. S. gibba. Bosc. S. dolium. Quoy et Gaimard.	S. bicaudata. Quoy et Gaimard. S. nephodea. Lesson.
5. Salpa cordiformis. Quoy et Gaimard.	S. zonaria. Chamisso. S. polycratica. Forskål.

Freilich war es schon für manche dieser Bezeichnungen bekannt, dass sie lediglich ein und dieselbe Art bedeuten; aber die Zusammengehörigkeit der verschiedenen Generationsformen ist doch erst hier zum ersten Male in dieser Vollständigkeit mit überzeugender Zuverlässigkeit der Beobachtung nachgewiesen worden.

In der anderen Beziehung ist der Nachweis von grosser Bedeutung, dass, wie bereits aus Eschricht's Untersuchungen hervorging, die Entwicklung durch einen Stolo prolifer von der Eientwicklung grundverschieden sei, dass aber beide Vermehrungsarten, wie Steenstrup vermuthet hatte, auf die verschiedenen Generationen vertheilt seien. Was seine Mittheilungen über den morphologischen Vorgang der Knospenbildung und die Entwicklung der Organe aus dem Keimstock anbelangt, so sind dieselben nicht gerade besonders ausführlich. In fast allen diesen Fragen beruft er sich hauptsächlich auf Eschricht, dessen Angaben unseren gegenwärtigen Ansprüchen freilich nicht mehr genügen, fügt auch selbst mancherlei Einzelheiten hinzu, aus denen er auf eine hohe Uebereinstimmung in der Organogenie der Embryonen und Knospen schliesst. Er fand die junge Stoloanlage bereits im Embryo und erkannte in dem Auftreten der Querfurchen am Stolo den Beginn der Sonderung in einzelne Individuen. In allen Fällen sei die erste Anlage der Individuen am Stolo eine biseriale, und zwar stünden die jungen Thiere der beiden gegenüberliegenden Reihen links und rechts abwechselnd, stets senkrecht zur Längsrichtung des Stolos. Später erfolgten dann meist noch Lageveränderungen, die bei verschiedenen Species verschieden verliefen. Denn nur selten stünden in den ausgebildeten Ketten die Individuen senkrecht zur Axe der Kette, sondern meistens mehr oder minder geneigt oder in einigen Fällen auch parallel zu dieser.

Schon vor Krohn und noch vor Steenstrup hat **M. Sars** (Ueber die Entwicklung der Medusa aurita und der Cyanea capillata. 1841) in einer gelegentlichen Bemerkung Chamisso's Angaben über die cyklische Ent-

wicklung der Salpen vollkommen bestätigt: „Meine Beobachtungen über die Salpen haben mir nämlich den Beweis geliefert, dass Chamisso (welcher von mehreren Naturforschern so üble Worte über seine redlichen Beobachtungen hören musste, weil diese nicht in ihre Systeme passten) doch im Wesentlichen ihre Entwicklung richtig beobachtet hat. Die Salpen kommen darin mit den Acalephen überein, dass bei ihnen nicht die Larve, sondern deren Brut sich zu dem vollkommenen Thiere entwickelt; es ist nicht das Individuum, sondern es ist die Generation, welche sich metamorphosirt" (p. 29).

Seine eingehenden Untersuchungen hat aber Sars erst fünf Jahre später gleichzeitig mit Krohn veröffentlicht (Fauna littoralis Norvegiae. I. Heft. 1846). An zwei Formen, der *Salpa runcinata* und *Salpa spinosa*, hat er den gesammten Entwicklungscyklus verfolgt und die heteromorphen Generationen und die verschiedenen Zeugungsarten überzeugend nachgewiesen. Seine Ergebnisse fasst er (p. 77) in folgenden vier Hauptsätzen zusammen:

1. Die Salpen erscheinen unter zwei einander unähnlichen Formen, deren eine vereinzelt und die andere zusammengekettet ist.
2. Die vereinzelten Salpen bleiben ihr Leben lang einzeln und ketten sich nie zusammen.
3. Die vereinzelten Salpen gebären immer nur Salpenketten, deren Individuen ihrer Mutter unähnlich sind und bleiben, ihrer Grossmutter aber völlig gleichen.
4. Die Individuen der Salpenkette, welche wahrscheinlich ihr ganzes Leben hindurch, wenn äussere Hindernisse die Verbindung nicht stören, zusammengekettet bleiben, gebären immer nur einzelne Junge, die wieder zu der Form ihrer Grossmutter zurückkehren und vereinzelt bleiben.

Die Fortpflanzungsweise der Solitärsalpen durch die „Keimröhre", die schon Eschricht als eine besondere Vermehrungsart angesehen hatte, vergleicht Sars in zutreffender Weise mit der Knospenbildung bei Polypen, durch welche ebenfalls der Mutter unähnliche Formen erzeugt werden könnten, oder mit der Strobila, „den eine senkrechte Kette bildenden jungen Acalephen". So wie bei den Cölenteraten hält er auch bei den Salpen die die Geschlechtsorgane tragende Form für die vollkommenere. Bezüglich der Salpen wird man aber dagegen leicht begründeten Einspruch erheben können, dass die Solitärform gewissermaassen nur eine vorbereitende Ammengeneration darstelle. Bemerkenswerth scheint es mir zu sein, dass Sars sich über die Entstehungsart der Solitärformen in den Kettensalpen nur mit Reserve ausspricht: „sie entstehen wahrscheinlich als Folge geschlechtlicher Function". Vor ihm hat daran niemand gezweifelt, und auch die zahlreichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über Salpen, die später in den fünfziger Jahren erschienen, lassen den Embryo aus einem befruchteten Ei entstehen. Erst in neuerer Zeit (Salensky) sind abermals Bedenken dagegen erhoben worden, dass die Bildung der

Solitärform durch eine echte Embryonalentwicklung erfolge, und auch gegenwärtig gehört immer noch die Entwicklung des Embryos in der Kettensalpe zu den am wenigsten aufgeklärten Vorgängen in der ganzen Lebensgeschichte der Tunicaten.

Durch diese ausgezeichneten Arbeiten von Sars und Krohn war der Entwicklungscyklus der Salpen in seinen wesentlichen Zügen festgestellt, und das Bedenken beseitigt, das noch im Jahre 1846 Van Beneden (No. 113 a. p. 53) gegen die Lehre vom Generationswechsel der Salpen erhoben hatte. Ihren nächsten Nachfolgern blieb es nur vorbehalten, Einzelheiten hinzuzufügen und diese oder jene Phase in der Entwicklung klar zu legen. Die Frage nach dem Generationswechsel wird dadurch nur insofern berührt, als es sich um die Feststellung des Gegensatzes der beiden Zeugungsarten bei den abwechselnden Generationen handelt.

Zunächst ist hier der Untersuchungen **Th. Huxley's** (Observations upon the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma. 1851) zu gedenken. Die Frage, die Sars noch nicht überzeugend beantworten konnte, ob nämlich die Kettensalpen durch befruchtete Eier sich fortpflanzen, bejaht er auf das Entschiedenste, obwohl er — wie er selbst hervorhebt — den Vorgang der Befruchtung nicht hat verfolgen können: „fecundation takes place in a manner not yet clearly ascertained" (p. 578). Eingehender untersuchte er den Knospungsvorgang. Die erste Anlage des Stolos erkennt er als ein zweischichtiges Gebilde; durch die innere Schicht würde der grosse Hohlraum, der eine Fortsetzung des mütterlichen, dorsalen Blutsinus darstelle, in zwei Theile getheilt, in welchen das Blut in entgegengesetzten Richtungen sich bewege. Durch seitliche, biserial angeordnete Erhebungen entstünden an dem Stolo die einzelnen Kettensalpen. Die Einzelheiten dieses Vorganges werden nun freilich in nur unvollkommener Weise auseinandergesetzt, und Huxley bietet bezüglich dieser Frage wenig mehr als die älteren Untersuchungen Eschricht's.

Für die Auffassung des Generationswechsels ist es nicht ohne Bedeutung, dass Huxley mehr Gewicht auf den Wechsel der Zeugungsart als auf den Heteromorphismus der aufeinanderfolgenden Generationen legt. Er spricht sich darüber in folgender Weise aus: „True it is, that the Salpa solitaria always produces the Salpa gregata, and the Salpa gregata the Salpa solitaria; but it is most important to remember that the word „produce" here means something very different in the one case, from what it means in the other. In the Salpa solitaria the thing produced is a bud; in the Salpa gregata a true embryo. There is no „alternation of generations", if by generation sexual generation be meant; but there is an alternation of true sexual generation with the altogether distinct process of gemmation ..... but that wherever the so-called „alternation of generations" occurs it is an alternation of generation with gemmation" (p. 578).

Die Beobachtungen von **H. Müller** (Verhandlungen d. Würzburg. Gesellschaft 1852, Zeit. f. wiss. Zoolog. Bd. 4. 1853) haben neben mehr-

fachen neuen anatomischen Thatsachen auch bezüglich der geschlechtlichen Fortpflanzung der Salpen nicht unwichtige Ergebnisse gebracht, welche den Gegensatz dieser zur Knospung bestätigten. Den Follikel lässt er zwar irrthümlich aus einer Ausstülpung der Kiemenhöhlenwandung hervorgehen, doch bestreitet er, was neuerdings wieder behauptet wurde, eine Umwandlung der inneren Schicht des Mutterthieres in die äussere Hautschicht des Embryos.

Auch **C. Vogt** hat durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen (zuerst in „Bilder aus dem Thierleben", 1852, dann 1854 in seiner umfangreicheren Abhandlung „Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice") über die Salpen in erfolgreichster Weise dazu beigetragen, der Lehre vom Generationswechsel allgemeine Anerkennung zu verschaffen. Besonders eingehend sind seine Mittheilungen über die Embryonalentwicklung und Knospung der *Salpa pinnata*, durch welche Krohn's und Huxley's Angaben im wesentlichen bestätigt und erweitert werden.

In hervorragender Weise nicht nur speciell um die Kenntniss der cyklischen Entwicklung der Salpen, sondern um das Verständniss des Generationswechsels überhaupt hat sich **R. Leuckart** verdient gemacht. In seiner allgemeinen Schrift „Ueber den Polymorphismus der Individuen", 1851, gelangt er zu dem Ergebniss: „Der Generationswechsel ist ein Polymorphismus, der durch eine Arbeitstheilung auf dem Gebiete des Entwicklungslebens bedingt ist" (p. 34). Später (Zeugung, 1853) unterscheidet er je nach dem Entwicklungsgrad und den Organisationsverhältnissen der Ammen zwei verschiedene Formen des Generationswechsels. Die eine Form ist dadurch charakterisirt, dass die sog. Ammen „sich durch den Besitz von provisorischen Organen und Zuständen als Larven zu erkennen geben", die andere dadurch, dass die ungeschlechtliche Generation im wesentlichen den Bau und die Lebensweise der Geschlechtsthiere zeigt und somit als ausgebildete Thierform zu betrachten ist. Der Entwicklungscyklus der Salpen ist ein Generationswechsel dieser zweiten Form. Im zweiten Hefte seiner Zoologischen Untersuchungen (1854) behandelt dann Leuckart sowohl die Knospung als die Embryonalentwicklung verschiedener Salpenformen besonders eingehend und fügt den Angaben der früheren Autoren mancherlei Einzelheiten hinzu.

Damit hatte die Kenntniss über den Generationswechsel der Salpen einen vorläufigen Abschluss erfahren. Neue Fragen und Schwierigkeiten erhoben sich erst mehr als zwanzig Jahre später, als man daran ging, an der Hand vollkommenerer Untersuchungsmethoden die älteren Angaben einer Revision zu unterziehen. Es lassen sich diese verschiedenen neueren Wandlungen in der Auffassung des Generationswechsels nicht auseinandersetzen, ohne eine Fülle entwicklungsgeschichtlicher Details vorgebracht zu haben, und ich werde daher diese Besprechung erst nach der speciellen Abhandlung der Salpenentwicklung am Ende dieses Werkes geben können.

Verschieden von dem Generationswechsel der Salpen verläuft die cyklische Entwicklung der Dolioliden, die 1834 von Quoy und Gaimard zuerst beschrieben wurden. Es war **Krohn** (Ueber die Gattung Doliolum und ihre Arten. 1852), der den Generationswechsel dieser Formen entdeckte. Er hat denselben aber nur unvollkommen verstanden und als vollständig mit dem der Salpen übereinstimmend aufgefasst. Aus einer geschwänzten Larve, die den Larvenformen der Ascidien in hohem Maasse ähnlich erschien, sollte eine geschlechtslose Ammenform, die sich ausschliesslich durch Knospung vermehre, hervorgehen. Aus diesen Knospen sollte direct die Geschlechtsform sich bilden, die bald getrennt geschlechtlich, bald hermaphroditisch wäre und wiederum die geschwänzten Larven producire.

Dagegen hat **Gegenbaur** (Zeitsch. f. wiss. Zoologie, Bd. 5, 1854; Bd. 7, 1856) den Nachweis geliefert, dass der Entwicklungscyklus viel complicirter sei, dass er sich mindestens über drei Generationen erstrecke, deren eine polymorph gestaltet sei. So wies er nach, dass *Doliolum Troschelii* Krohn, nur die erste Ammengeneration sei, während deren Mediansprossen, die sich von den lateralen auffallend unterschieden, von Quoy und Gaimard als *Doliolum denticulatum* (= *D. Ehrenbergii* Krohn) beschrieben worden wären. Gegenbaur's Auffassung ergiebt sich leicht aus der folgenden tabellarischen Uebersicht (p. 310):

A. Erste, ungeschlechtliche Generation, hervorgegangen aus einer geschwänzten Larve.

Dorsaler Keimstock mit dimorpher Brut.

B. Zweite, ungeschlechtliche Generation, Sprossen der Medianreihe des Keimstockes mit ventralem Stolo.

↓

C. Dritte, geschlechtliche Generation, aus deren Producten geschwänzte Larven hervorgehen.

B′. Zweite, ungeschlechtliche (?) Generation, Sprossen der Seitenreihen.

↓

?

Ganz unaufgeklärt blieb die Bedeutung und das weitere Schicksal der Lateralsprossen am Stolo prolifer der ersten ungeschlechtlichen Generation während der folgenden zwanzig Jahre. In mehrfacher Hinsicht ist zwar sowohl die Kenntniss des anatomischen Baues als die Entwicklungsgeschichte der Dolioliden durch **Keferstein und Ehlers** (Zoologische Beiträge. 1861) bereichert worden, aber erst **Fol** (Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. 1876) hat die Bedeutung der Lateralsprossen als Nährthiere des Stockes erkannt.

Von weitgehender Wichtigkeit für die Auffassung des Generationswechsels war die Entdeckung **Grobben's** (Doliolum und sein Generationswechsel. 1882), dass die erste, aus der Larve hervorgegangene Amme in

ihrem „rosettenförmigen Organe“ einen ventralen Stolo prolifer besitze, dessen Bedeutung für das Entwicklungsleben der Art zunächst allerdings noch dunkel erschien.

Einen wesentlich veränderten Standpunkt in der Beurtheilung des Generationswechsels der Dolioliden hat **Uljanin** (No. 142) eingenommen, und dieser scheint sich in der That immer mehr als der richtige zu erweisen. Darnach würde sich der Entwicklungscyklus nicht über drei, sondern nur über zwei Generationen ausdehnen, denn die Geschlechtsgeneration (C in der vorstehenden Tabelle) soll ebenso wie B und B' direct aus der ersten, ungeschlechtlichen Generation durch Knospung hervorgehen. Auch dieser letztere Vorgang scheint in wesentlich anderer Weise vor sich zu gehen, als die älteren Autoren angenommen haben, denn die Knospen der Amme sollen nicht am Rückenstolo, sondern sämmtlich ventral aus dem rosettenförmigen Organe entstehen und auf den sterilen Rückenfortsatz selbständig hinaufwandern, um sich da festzusetzen und je nach der eingenommenen Lage zu Mediansprossen, Lateralsprossen oder auch zu Geschlechtsthieren auszubilden. Während die beiden ersteren Formen vollständig steril bleiben und als Lateralsprossen zur Ernährung des Stockes, als Mediansprossen zur Anheftung für die letzten, zu Geschlechtsthieren sich entwickelnden Knospen dienen sollen, würde in den Abkömmlingen dieser letzteren die Art zur Bildung der Larven zurückkehren. Nach Uljanin stellt sich also der Entwicklungskreis in folgender Weise dar:

A. Ungeschlechtliche Generation, hervorgegangen aus einer geschwänzten Larve, mit ventralem Stolo und dorsalem Fortsatz versehen.

B. Mediansprossen steril, mit ventralem Fortsatz.	B'. Lateralsprossen, steril.	B''. Geschlechtsgeneration, geschwänzte Larven aus befruchteten Eiern producirend.

Es lässt sich nicht übersehen, dass hiermit eine grosse Aehnlichkeit mit dem Entwicklungsverlauf der Salpen erwiesen ist, in welchem ebenfalls nur zwei Generationen auftreten und die Ammenform durch einen ventralen, dem rosettenförmigen Organ der Dolioliden vollkommen homologen Stolo prolifer ausgezeichnet ist. Doch fehlt dort der Polymorphismus der durch Knospung entstandenen Generation, der bei den Dolioliden deshalb auffallend erscheint, weil die Knospen nicht an verschiedenen Stellen des Mutterthieres gebildet werden — wie es z. B. bei den polymorphen Knospengenerationen der Siphonophoren und Bryozoen der Fall ist — sondern alle an demselben Orte entstehen und von diesem aus sich verbreiten, um weiterhin erst auf dem dorsalen Fortsatze polymorph sich zu gestalten.

6. Die Erweiterung des Tunicatenkreises durch die Entdeckung neuer Formen.

Haben schon in den ersten Jahren dieses Jahrhunderts die von der französischen Regierung ausgerüsteten Expeditionen Péron, Cuvier, Bory St. Vincent (vergl. oben p. 35 und 36) Gelegenheit zu namhaften Bereicherungen der Kenntnisse über Tunicaten geboten, so war das auf den folgenden durch staatliche Mittel ausgerüsteten Weltreisen, an welchen ebenfalls Naturforscher theilnahmen, in noch höherem Maasse der Fall.

In ganz hervorragender Weise ergebnissreich war die russische Weltumsegelung unter Kotzebue, die während der Jahre 1815—18 ausgeführt wurde. **Chamisso** und **Eschscholtz** begleiteten die Fahrt als Zoologen. Ersterem wurde so Gelegenheit zu der bedeutungsvollen Entdeckung des Generationswechsels der Salpen, die im vorhergehenden Abschnitte gewürdigt ist. Zahlreiche neue Thierformen wurden gesammelt, unter welchen die Tunicaten vielfach vertreten sind. Die neuen Salpen behandelt Chamisso (No. 94) in dem oben bereits erwähnten Werke; von besonderer Wichtigkeit ist aber eine als *Appendicularia Flagellum* beschriebene Form, die Chamisso und Eysenhardt (No. 96) den Medusen zuzählen, die aber in Wirklichkeit der erste Vertreter einer neuen Tunicatenclasse ist. Die Medusen theilen sie in fünf Gruppen, und der dritten, den Vibrantes, rechnen sie nicht ohne allen Vorbehalt die *Appendicularia* zu:

Medusae.

1. *Vesiculares.* (Physalia, Physsophora, Rhizophysa.)
2. *Medusae* proprie sic dictae. (Rhizostoma, Cephea, Pelagia, Cyanaea, Aurellia, Aequorea etc.)
3. *Vibrantes.* (Beroë, Callianira, Cestum; Appendicularia?)
4. *Chondrophora.* (Velella, Porpita.)
5. *Anomalae* vel incertae sedio. (Diphyes, Stephanomia.)

Die Abbildung, die von der neuen Form gegeben wird (Taf. 31, Fig. 4), ist sehr ungenau, und ebenso beweist die Beschreibung, die ich im Wortlaute anführe, dass die wesentlichen Verhältnisse im Bau vollständig verkannt wurden: „Corpus gelatinosum, subovoideum, vix quartam pollicis partem aequans, punctis rubescentibus (interaneis) transparentibus. Appendix gelatinosa, cestoidea, rubro marginata, corpore duplo vel triplo longior, motu flexuoso natationi inserviens. Motus animalis vividus. Genus ultra recognoscendum, generi Cestum Les. forsitan affine. In sinu Sancti Laurentii circa fretum Beeringii“ (p. 363). Auf Grund dieser Angaben von Chamisso und Eysenhardt war eine Feststellung der wirklichen verwandtschaftlichen Beziehungen der Appendicularia nicht recht möglich, und diese erfolgte denn auch erst viele Jahre später,

nachdem andere, derselben Familie zugehörende Formen eingehender untersucht worden waren.

Fast in dieselbe Zeit wie diese russische Expedition fällt die französische, unter dem Commando von Freycinet unternommene Weltumsegelung (1817—20), an der **Quoy** und **Gaimard** als Zoologen theilnahmen. Die Ergebnisse wurden 1824 (No. 99) veröffentlicht. Zahlreiche, zum Theil neue Salpen werden in guten Abbildungen dargestellt, und auch ein anscheinend neues Pyrosoma (*Pyrosoma rufum*) wird beschrieben (p. 514) und abgebildet (Taf. 75, Fig. 1). Dasselbe wurde am Cap der guten Hoffnung in grosser Zahl beobachtet, jedoch bemerkte man niemals ein Phosphoresziren der grossen, oft einen Fuss langen Stöcke. Quoy und Gaimard sind übrigens selbst zweifelhaft, ob diese Species nicht vielleicht nur eine Varietät des *Pyros. giganteum* darstelle.

In den Systemen der Tunicaten, welche unmittelbar nach diesen Reisewerken erschienen sind, finden sich, da die Verwandtschaftsbeziehungen der Appendicularien noch nicht erkannt worden waren, nur die alten, bereits von Lamarck und Cuvier angeführten grösseren Gruppen aufgezählt. Die Art und Weise der Anordnung dieser letzteren zeigt aber bei einigen Systematikern mancherlei Besonderheiten. Allgemeinere Anerkennung haben Latreille und Blainville gefunden, und ihre Systeme, die aus dem Jahre 1825 stammen, können daher hier nicht übergangen werden.

Latreille (No. 102) theilt das Thierreich in drei Gruppen (Séries): in Vertebrata, Cephalidia und Acephala. Den zweiten Ast (Branche) dieser letzteren bilden die Actinozoa, zu welchen er neben Holothurien und Echinodermen die Tunicaten rechnet:

Actinozoa.

Classe. Tunicata.

I. Ord. Tethydes.

1. Fam. Ascidites (alle Monascidien).
2. Fam. Polyclinites (alle Synascidien).
3. Fam. Luciae (Pyrosomen).

II. Ord. Thalides. (Salpen.)

Classe. Holothurida.

Classe. Echinoderma.

Classe. Helianthoida.

Was im besonderen die Eintheilung der Tunicatenclasse anbelangt, so lehnt sich Latreille in nicht zu verkennender Weise an das System Savigny's an (vergl. oben p. 44). Der Unterschied besteht lediglich darin, dass er die einfachen und zusammengesetzten Ascidien als zwei besondere Familien betrachtet und diesen als eine dritte die Luciae coordinirt, während Savigny alle Ascidien als Familie der Tethyae zusammengefasst hatte.

Wohl etwas selbständiger in seinem System ist **Blainville** (No. 101), obwohl er bezüglich der grösseren Gruppen der Tunicaten auf seinen älteren Entwurf aus dem Jahre 1816 (vergl. oben p. 43) zurückgeht. Die Mollusken erscheinen jetzt aber um die Classe der Paracephalophora und die Classe der Acephalophoren um die Ordnung der Rudisten bereichert. Seinen früheren Namen für die Tunicaten „Salpyngobranchia" hat er aufgegeben und bezeichnet sie nunmehr als „Heterobranchiata". Es stellt sich demnach sein neues Mollusken-System in folgender Weise dar:

I. Classe. Cephalophora.
II. Classe. Paracephalophora.
III. Classe. Acephalophora.
I. Ord. Palliobranchiata.
II. Ord. Rudista.
III. Ord. Lamellibranchiata.
IV. Ord. Heterobranchiata.
1. Fam. Ascidiacea.
I. Trib. Ascidiens simples.
(Ascidia, Bipapillaria, Fodia.)
II. Trib. Ascidiens agrégés.
(Pyura, Distoma, Botryllus, Synoicum.)
2. Fam. Salpacea.
I. Trib. Salpiens simples.
(Biphore.)
II. Trib. Salpiens agrégés.
(Pyrosoma.)

Am bemerkenswerthesten ist in diesem System der Tunicaten die Stellung der Pyrosomen. Während diese fast ganz allgemein nach dem Vorgange von Demarest und Lesueur (vergl. oben p. 41) in nahe Beziehungen zu gewissen zusammengesetzten Ascidien gebracht wurden, vereinigte sie Blainville mit den Salpen zu einer Familie. Der Gedanke, dass die Pyrosomen demselben Stamme wie die Salpen angehören und nicht den Ascidien zuzurechnen sind, wird auch in diesem Werke seinen Ausdruck finden; unzweifelhaft aber muss der gemeinsamen Gruppe für Salpen und Pyrosomen ein höherer Werth als der einer Familie zuerkannt werden.

In die Jahre 1822—25 fällt die Weltumsegelung durch die französische Corvette „La Coquille" unter Duperrey's Führung. Das gesammelte Tunicatenmaterial hat **Lesson** 1830 (No. 105) bearbeitet. Seine theoretischen Anschauungen über den Generationswechsel sind in hohem Maasse unklar und beruhen auf der irrthümlichen Auffassung über die Salpenketten, die ich oben (p. 47) erwähnt habe. Wichtiger sind seine Beschreibungen einiger neuen Salpenformen, von denen er (Taf. 4—6)

recht gute Abbildungen liefert. Er begnügt sich aber nicht damit, für die wirklich neuen Species neue Namen einzuführen, sondern belegt auch die längst bekannten mit neuen Bezeichnungen. Die gleiche Eigenthümlichkeit zeigen Quoy und Gaimard, und die ohnehin schon verwickelte Nomenclatur der Salpen wird dadurch vollends unübersichtlich. Lesson's Genus *Pterolyra* musste wieder eingezogen werden.

Kotzebue's zweite Reise um die Welt (1823—26) begleitete ebenfalls **Eschscholtz** als Zoologe. In seinem Hauptwerke über die wissenschaftlichen Ergebnisse dieser Fahrt (Zoologischer Atlas, enthaltend Abbildungen und Beschreibungen neuer Thierarten während Kotzebue's zweiter Reise um die Welt, Berlin 1829—33) sind die Tunicaten nicht behandelt. Dagegen finden sich wichtige Angaben über einzelne Manthiere in Oken's Isis aus dem Jahre 1825 (No. 100); doch sind diese Mittheilungen, welche während der Reise niedergeschrieben wurden, durchaus nur als vorläufige gedacht gewesen.

Eschscholtz fand die von Chamisso beschriebene *Appendicularia* wieder auf, weicht aber von seinem Vorgänger mehrfach in der Deutung ihrer Organe und in der Beurtheilung ihrer systematischen Stellung ab. Den Ruderschwanz bezeichnet er als Respirationsflosse, und über die Lagerung der wichtigsten Organe sagt er „Augen oben, Rüssel vorn, Haupteingeweide hinten" (p. 736). Augen fehlen aber bekanntlich den Appendicularien. Die dieser Form von Chamisso angewiesene systematische Stellung bei den „Medusen" hält er für unzutreffend, und er versetzt die Appendicularia zu den Schnecken und zwar zu den Heteropoden. — Bemerkenswerth sind weiterhin seine Beobachtungen über den Wechsel in der Richtung des Blutlaufes bei *Salpa caudata* (p. 738), durch welche die Angaben Van Hasselt's, die ihm übrigens unbekannt gewesen zu sein scheinen, vollauf bestätigt werden. Auch das *Pyrosoma atlanticum* hat er beobachtet, ohne aber neue Ergebnisse erlangt zu haben.

An der letzten russischen Weltumsegelung (1826—29) nahm **Mertens** als Zoologe theil. Von den Tunicatenfunden ist die *Oikopleura* von Bedeutung, die Mertens (No. 106) an derselben Stelle entdeckte, an welcher Chamisso die *Appendicularia* beobachtet hatte. Beide Formen sollten identisch oder doch wenigstens ganz nah verwandt sein. In der Erforschung des anatomischen Baues der *Oikopleura* kommt Mertens weit über seine Vorgänger hinaus. Er beobachtet genau die Bildungsweise des „Gehäuses", welches vom Thiere willkürlich verlassen werden könne. Den Bau des Ruderschwanzes hat er nur ungenügend erkannt; er beschreibt eine starke, mit Querfasern versehene Mittelrippe (wohl Muskulatur und Chorda entsprechend) und links von derselben einen mit Luft gefüllten Canal (= Blutbahn?). Im Vorderabschnitte unterscheidet er den Darmcanal, das Herz und Blutbahnen, die Geschlechtsorgane und die Drüsenpackete, welche bei der Gehäusebildung thätig sein sollten. Sein Grundirrthum, welcher ihn auch die systematischen Beziehungen der *Oikopleura* vollständig verkennen liess, liegt darin, dass er den Kiemen-

darm mit seinen beiden Spiraculen und der wahren Mundöffnung nicht aufgefunden hat. Er stellt das Thier zu den Mollusken und zwar zu den Pteropoden und vergleicht den Ruderschwanz mit den flügelförmigen Anhängen des Fusses dieser letzteren. Im besonderen sei die Gattung *Clio* der *Oikopleura* am nächsten verwandt, obwohl mancherlei Verschiedenheiten, so z. B. in der Lage des Herzens, vorhanden seien.

Gleichzeitig mit dieser russischen Expedition fand die Weltfahrt der französischen Corvette „Astrolabe" unter Führung von Dumont d'Urville statt (1826—29). Die Ausbeute an neuen Thierformen war geradezu staunenswerth reich und wurde von **Quoy** und **Gaimard,** die bereits an der vorhergehenden Reise so erfolgreichen Antheil genommen hatten, bearbeitet. Die Tunicaten sind im vierten und dritten Bande des Werkes (1833—34) behandelt (No. 109), und ein Auszug findet sich in der Isis von Oken aus dem Jahre 1836.

Als *Oikopleura bifurcata* beschreiben sie nochmals die bereits von Mertens unter demselben Genusnamen behandelte Form, ohne ihre Anatomie auch nur annähernd so klar zu legen, wie es ihr Vorgänger gethan hatte. Auch die Abbildungen (Taf. 26, Fig. 4—7) sind durchaus ungenügend, so dass aus ihnen allein kaum eine Gattungsbestimmung möglich sein würde. Sie fanden an der südafrikanischen Küste, nahe der Algoa-Bai, die Thiere in so ungeheuren Mengen, dass das Meer roth und braun gefärbt erschien, und glauben, dass das massenhafte Auftreten der Oikopleuren und kleinern Biphoren den alten Schiffern Veranlassung gegeben habe, von blutfarbenem Meerwasser zu berichten. Sie hielten anfangs die Form für eine neue und nannten sie *Frétillaire*, überzeugten sich aber bald von der Identität mit Mertens' *Oikopleura* und der Uebereinstimmung mit Chamisso's *Appendicularia* und zogen ihren Namen darauf hin wieder ein (Bd. IV, p. 306). Ueber die systematische Stellung der *Oikopleura* äussern sie sich nur unbestimmt. Sie führen zwar das Thier unter den Zoophyten auf, glauben aber doch auch an die Möglichkeit, dass es nur eine Larvenform darstelle.

Der Auffassung von Quoy und Gaimard über die Chamisso'sche Lehre vom Generationswechsel habe ich oben bereits (p. 49) gedacht. Wichtiger als ihre theoretischen Erörterungen sind die Beschreibungen und vortrefflichen Abbildungen (Taf. 86—90) zahlreicher, zum Theil neuer Salpenformen. Auch neue Arten einfacher und zusammengesetzter Ascidien werden bekannt gegeben (Bd. III, p. 603 fg., Taf. 91, 92). Am wichtigsten aber unter den neuen Tunicatenformen ist das Genus *Doliolum*, welches Quoy und Gaimard als eine besondere „Division des Biphores" betrachten. Sie unterscheiden zwei Species dieses „Barillet": *Doliolum denticulatum* und *D. caudatum* (Taf. 89, Fig. 25—30). Wenn nun auch die Organisation dieser Formen im einzelnen mehrfach verkannt wurde, so ist doch zu beachten, dass im Gegensatze zu den Appendicularien gleich von allem Anfange an die systematische Stellung der Dolioliden im wesentlichen richtig beurtheilt wurde.

Es muss aber erwähnt werden, dass die Bezeichnung *Doliolum* keineswegs von Quoy und Gaimard herrührt, sondern bereits zehn Jahre früher (1823) von **A. W. Otto** (No. 98) eingeführt worden ist. Neben der *Ascidia clavigera* und *Salpa spinosa* beschreibt dieser Forscher als eine neue Form das *Doliolum mediterraneum* (p. 313, Taf. 42, Fig. 4). Er rechnet es zu den Zoophyten und bemerkt, er würde es, wenn er es nicht lebend beobachtet hätte, im conservirten Zustande oder todt nicht für ein ganzes Thier, sondern nur für ein Stück einer Beroë oder Salpe gehalten haben. Aber weder die Beschreibung noch die Abbildung, die Otto giebt, lassen das fragliche Thier mit Sicherheit als ein *Doliolum* erscheinen, denn von inneren Organen, von Kieme, Darm, Herz u. s. w. hat er nichts bemerkt. Es ist daher am wahrscheinlichsten, dass, wie bereits Quoy und Gaimard angenommen haben, Otto's *Doliolum* nur eine von Phronimiden ausgefressene Biphore gewesen sei. Huxley (No. 119, p. 600) erwähnt dagegen eine Mittheilung von E. Forbes, der zufolge jenes Doliolum „to be nothing more than the detached siphonic tubes of *Solenocurtis strigillatus*".

Durch diese französischen und russischen Entdeckungsreisen waren demnach Vertreter aus fast allen grösseren Tunicatengruppen bekannt geworden, obwohl freilich manche (Appendiculariden) noch nicht in diesem Kreise untergebracht wurden. Nur noch wenige Formen sind seither hinzu gekommen, die in neue höhere Gruppen dieses Typus haben gestellt werden müssen. Die wichtigsten derselben sollen hier noch besprochen werden.

Obwohl meistens nur als eine besondere Gattung den bekannten Dolioliden zugerechnet, ist doch die *Anchinia* eine genug eigenartige Form, um hier erwähnt werden zu müssen. Nach den hinterlassenen Aufzeichnungen von **Eschscholtz** beschrieb im Jahre 1833 Rathke (Mémoires présentés par divers savans. T. II. Pétersbourg. Vergl. auch den Bericht Wiegmann's im Arch. f. Naturg. 1835, p. 85) die aus dem atlantischen Ocean stammende *Anchinia Savigniana*. Die grosse Aehnlichkeit mit *Doliolum* ergiebt sich trotz der ganz ungenügenden Abbildungen unverkennbar aus der Beschreibung, denn die wichtigsten Organe, Kiemendarm mit Endostyl und Flimmerbogen, Verdauungscanal, Herz, Ganglion, werden in den gleichen Lagebeziehungen und in ganz ähnlicher Beschaffenheit nachgewiesen. Die Kiemen selbst und die Musculatur erscheinen in einfacherer Form als bei dem Doliolum. Später (1851) wurde eine *Anchinia* von **C. Vogt** in der Bucht von Villafranca aufgefunden und zuerst als *Doliopsis* beschrieben. Auf die Uebereinstimmung mit der Eschscholtz'schen Form aufmerksam geworden, änderte er später den Namen in *Anchinia rubra* um (No. 127, p. 62) und liefert eine eingehende Schilderung des Baues dieses Thieres, durch welche die Anchinien als Uebergangsformen von den Pyrosomen zu den Dolioliden unzweideutig erwiesen werden. Ganz neuerdings entdeckte **Korotneff** (No. 147) das

Genus Dolchinia (*Dolchinia mirabilis*), welches auf Grund seiner Organisation zwischen Anchinia und Doliolum einzureihen ist, so dass gegenwärtig bereits eine ganz continuirliche Reihe Zwischenformen die Pyrosomen und die am eigenartigsten gebaute Species unter den Dolioliden verbindet. —

Wurde somit die systematische Stellung der Anchinia von allem Anfange an richtig erkannt, so hat es andererseits bei den zu den Appendicularien gehörenden Formen recht lange gewährt, bis ihre Einordnung unter die Tunicaten gelungen war. Noch im Jahre 1846 beschrieb **Joh. Müller** (No. 115) eine Appendicularide aus der Nordsee unter dem Namen *Vexillaria flabellum*, ohne die systematische Stellung dieser Form bestimmen zu können. Nicht einmal die Thierclasse, in welche sie einzureihen sei, konnte er angeben. Diese Unsicherheit beruhte nicht etwa darauf, dass die Besonderheiten, welche der Appendicularienorganismus in Wirklichkeit darbietet, nicht hätten auf einen bereits bekannten Typus zurückgeführt werden können, sondern darauf, dass die wesentlichsten Eigenthümlichkeiten in der Organisation nicht erkannt worden waren. Noch in demselben Jahre gelangte aber Müller zu einer bestimmteren Auffassung über die systematische Stellung seiner Vexillaria, indem er dieselbe für eine Ascidienlarve (wahrscheinlich von *Amaroecium proliferum*) erklärte. **Krohn** hat sich noch 1852 dieser Ansicht insofern angeschlossen, als auch er die Vexillaria für ein Larvenstadium einer Tunicate hält: „Das Thier ist, nach meinen Untersuchungen, eine noch in der Entwicklung begriffene Ascidie, deren Schwänzchen, wie bei Doliolum, bis kurz vor völlig erlangter Reife zu persistiren scheint. Das vollständige, noch unbekannte Thier dürfte demnach in der Lebensweise mit Doliolum übereinstimmen“ (No. 121, p. 62).

Eine andere Appendicularide hat **W. Busch** bei Cadix und Malaga gefischt und als *Eurycercus pellucidus* beschrieben (No. 118a, p. 118, Taf. 16, Fig. 9—11). Auch er erkannte die Organisation und namentlich die Beschaffenheit des Kiemendarmes nur ungenügend und ist daher nicht im Stande, seiner Form die richtige Stellung im System anzuweisen. Wahrscheinlich sei das der Müller'schen Vexillaria ähnliche Thier die Larve eines höheren Thieres, „unter den Ascidienlarven (fügt er hinzu), mit denen es in Bezug auf seine Körpersubstanz am meisten übereinstimmen würde, findet sich aber, wenigstens unter den bis jetzt bekannten, keine einzige, welche ihm gliche“ (p. 120).

Eine zutreffende Beurtheilung der systematischen Stellung der Appendicularien findet man zuerst bei **Huxley** (No. 119). Da er in seinen Thieren reife Spermatozoen auffand, betrachtet er sie im Gegensatze zu Joh. Müller als ein besonderes Genus der Tunicaten, als ausgebildete Stadien und nicht als in Entwicklung begriffene Larvenformen. Er hält die von ihm beobachtete Form für identisch mit Chamisso's *Appendicularia flagellum* und glaubt, dass auch die *Oikopleura Chamissonis* von Mertens und *Oikopleura bifurcata* Quoy et Gaimard nur

als synonyme Bezeichnungen derselben Species aufzufassen seien. Im Bau der Appendicularia findet er die typischen Verhältnisse der Tunicaten wieder, allerdings in mehrfacher Beziehung modificirt: „For my own part, I think there can be no doubt that the animal is one of the Tunicata. The whole organisation of the creature, its wide respiratory sac, its nervous system, its endostyle, all lead to this view. In two circumstances, however, it differs widely from all Tunicata hitherto known. The first of them is, that there is only one aperture, the respiratory, the anus opening on the dorsum; and secondly, that there is a long caudal appendage .... Appendicularia, then, may be considered to be the lowest form of the Tunicata; connected, on the one hand, with the Salpae, and on the other with Pelonaia, it forms another member of the hypothetical group so remarkably and prophetically indicated by Mr. Mac Leay, and serves to complete the circle of the Tunicata“ (p. 599). Sein Hauptirrthum besteht darin, dass er die beiden Spiracula des Kiemendarmes als zwei sich nach aussen öffnende Canäle nicht erkennt, sondern den Kiemendarm nur durch die Ingestionsöffnung (respiratory or anterior aperture) mit der Aussenwelt in Verbindung stehen lässt. Im folgenden Jahre kommt Huxley (Annal. and Magaz. of Nat. Hist. Vol. 10. 1852, p. 127) im Nachworte zur Uebersetzung von Krohn's Doliolumarbeit abermals auf die Bedeutung der Appendicularien zu sprechen und betont, dass er sie nicht, wie es seine Vorgänger gethan, für Larven ansehen könne. Abgesehen von den reifen Geschlechtsproducten unterschieden sie sich von den Ascidienlarven durch gewisse histologische Besonderheiten der Schwanzmuskulatur. Ihre selbständige Stellung im System der Tunicaten bekunde sich aber hauptsächlich durch zwei Merkmale: einmal durch das Gehäuse und zweitens durch die directe Oeffnung des Afters nach aussen. Beide Eigenthümlichkeiten fehlten allen bekannten Tunicatenlarven.

In seiner ausführlichen Untersuchung über die Anatomie der *Appendicularia albicans* befindet sich **Leuckart** (No. 125) bezüglich des Mangels von Kiemenspalten in dem nämlichen Irrthum wie vor ihm Huxley und später noch C. Vogt. Dagegen beobachtete er am Kiemendarme auffallende Verdickungen und deutet sie als „die ersten Spuren der späteren Spaltöffnungen in der Wand des Kiemensackes“ (p. 84). In der Regel bemerkte er zwei solcher Aufwulstungen; er fügt aber freilich hinzu, dass manchmal auch mehrere (bis 4) vorhanden gewesen seien. Ob damit die wirklichen Spiracula gemeint sind, bleibt allerdings zweifelhaft. Im Gegensatze zu Huxley hält Leuckart die Appendicularien für Larven, obgleich er nicht anzugeben vermag, in welche Formen sie sich verwandeln; nur so viel ist ihm sicher, dass es nicht eine Phallusia oder eine Synascidie ist. Vielleicht sei auch das ausgebildete Stadium der Appendicularien noch gar nicht bekannt, möglicherweise sei es, wie Krohn vermuthete, eine Form, die ihrer Lebensweise nach mit dem Genus Doliolum übereinstimme. Uebrigens denkt er auch an die Möglichkeit, dass die Appendicularien keine weitere Metamorphose durchlaufen und als geschwänzte

Formen sich fortpflanzen. Seine Auseinandersetzung dieser Frage scheint mir genug bemerkenswerth zu sein, um sie im Wortlaute herzusetzen, denn eine von manchen Seiten in neuester Zeit geäusserte Auffassung nähert sich der bereits von Leuckart angedeuteten: „Ich glaube übrigens nicht, dass dieser Umstand (das Vorhandensein reifer Geschlechtsproducte), selbst wenn er sich wirklich bestätigt, allein schon hinreicht, die Appendicularia zu einem ausgebildeten Thier zu stempeln. Wir wissen ja, dass auch die Raupen und andere Insektenlarven schon ausgebildete Samenfäden und Eier erkennen lassen. Die Entscheidung dieser Frage wird davon abhängen, ob unsere Appendicularia noch einen spätern abweichenden (vielleicht sessilen) Zustand hat, oder nicht. Es ist allerdings nicht unmöglich, dass ein solcher Zustand fehlt — Appendicularia würde sich dann zu den übrigen Ascidien verhalten, wie etwa der Proteus anguinus zu den Fröschen und Kröten — aber einstweilen scheint es mir doch kaum das Wahrscheinlichere" (p. 90).

Noch in demselben Jahre (1854) hat **C. Vogt** zwei neue Appendicularidenformen als *Appendicularia furcata* und *A. longicauda* beschrieben. In der Erforschung ihres anatomischen Baues kommt er über Leuckart und Huxley in bemerkenswerther Weise kaum hinaus. Im Gegensatze zu diesem letzteren hält auch er die Appendicularien für Larven und glaubt mit Krohn, dass vielleicht die ausgebildete Form noch gar nicht bekannt sei, wohl aber eine freischwimmende, Doliolum ähnliche und nicht eine festsitzende Tunicate sein müsse.

Durch die unmittelbar folgenden Untersuchungen von Gegenbaur und die erneuten Studien Huxley's wurde sehr rasch die Kenntniss über die Appendicularien so weit gefördert, dass diese Formen als eine besondere, an der Wurzel des Tunicatenstammes stehende Gruppe fast allgemein angesehen wurden. Ich werde diese Ergebnisse im nächsten Abschnitte eingehender zu behandeln haben.

Nur auf ein Appendicularidengenus möge hier noch hingewiesen werden, welches sich von den anderen in so bemerkenswerther Weise unterscheidet, dass es vielleicht am zweckmässigsten in einer besonderen Familie untergebracht wird. Fol hat diese Form 1871 im Hafen von Messina entdeckt und als *Kowalevskaia tenuis* (No. 133) beschrieben. Ihre Eigenthümlichkeit besteht hauptsächlich in bestimmten Complicationen des Kiemendarmes bei gleichzeitigem Mangel des Endostyls und Herzens. Man wird W. Garstang (Trans. Biol. Soc. Liverpool, Vol. VI, p. 57, 1892) wohl Recht geben müssen, wenn er demselben Genus eine 1871 von Moss (Trans. Linn. Societ. London, Vol. 27) beschriebene Form zurechnet, die Herdman später *Mossia dolioides* genannt hat. Infolge einiger irrthümlichen Deutungen, die gewisse Gebilde des Kiemendarmes durch Moss erfahren haben, wurde diesem Genus von verschiedener Seite eine überaus grosse Bedeutung für die Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb des Tunicatenstammes beigemessen, eine Bedeutung, die ihm aber in Wirklichkeit nicht zukommt.

Ausser den Appendicularien habe ich nur noch einige wenige Formen zu erwähnen, die erst in neuester Zeit aufgefunden wurden und die Aufstellung neuer höherer Gruppen im Tunicatensysteme nothwendig machten. Sie wurden auf der Challenger-Expedition zum Theil in beträchtlicheren Meerestiefen gefischt und später durch **Moseley** (No. 137) und namentlich durch **Herdman** (No. 140) eingehend beschrieben. Von ganz besonderem Interesse sind zwei Formen der *Hypobythius* und der *Octacnemus*. Das erstere Genus, in zwei Arten aus 600 und 2900 Faden Tiefe bekannt, entfernt sich von den übrigen Monascidien in der Organisation so weit, dass Herdman für dasselbe die besondere Subfamilie „Hypobythiinae" aufgestellt hat. Der Octacnemus bildet eine besondere Familie; Herdman betrachtet wenigstens die Octacnemidae als eine solche, den Dolioliden und Salpiden gleichwerthige Gruppe und stellt sie wie diese zu den Thaliaceen. Ganz neuerdings ist noch eine zweite Octacnemusspecies (Johns Hopkins University Circulars. Juni, 1893) bekannt geworden, die von der patagonischen Küste aus einer Tiefe von 1050 Faden stammt. Der Organismus dieser festsitzenden und durch Knospung oder geschlechtlich sich fortpflanzenden Formen ist aber bisher noch so wenig erforscht, dass die systematische Stellung immer noch unsicher erscheint. — Andere neue Genera der Monascidien, wie z. B. *Bathyoncus* und *Abyssascidia*, die aus 1600 und 2600 Faden Tiefe stammen, konnten mit schon länger bekannten Formen in alten Unterfamilien vereinigt werden.

Ueberaus zahlreich sind die in letzter Zeit entdeckten Synascidiengenera, und manche derselben haben zur Aufstellung von neuen Familien Veranlassung gegeben. Von diesen seien an dieser Stelle nur die Diplosomiden und Coelocormiden genannt. Bei der grossen Schwierigkeit, die sich der Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Synasciden entgegenstellt, sind wir von einem natürlichen System dieser Formen noch weit entfernt, und der Umfang und die Anzahl der Familien werden noch vielfache Veränderungen erfahren müssen.

7. Einige neuere Classificationen der Tunicaten.

Die an früherer Stelle (vergl. oben p. 43) auseinandergesetzte Auffassung Lamarck's, dass die Tunicaten eine selbständige, den Mollusken gleichwerthige Thierclasse repräsentiren, ist erst in neuester Zeit wieder allgemein aufgenommen worden. Zwar hat schon vor mehr als fünfzig Jahren Milne-Edwards (No. 112a, p. 264) betont, man müsse zur alten Lamarck'schen Ansicht zurückkehren; aber viel Anklang hat er damit nicht gefunden. Wir brauchen kaum zwanzig Jahre zurückzugehen, um, entsprechend der von Cuvier und eigentlich schon von Linné vertretenen Ansicht, die Tunicaten fast allgemein den Mollusken untergeordnet zu finden. Bereits in dem Systeme Blainville's (vergl. oben p. 60) macht sich der Einfluss der Cuvier'schen Anschauungsweise bemerklich.

Zu Ende der vierziger und Anfang der fünfziger Jahre hat in Deutschland namentlich **Leuckart** (No. 117, 125) die Molluskennatur der Tunicaten vertreten. Im Gegensatze zu Cuvier ordnet er sie aber nicht den Acephalen unter, sondern betrachtet sie als eine selbständige, diesen gleichwerthige Molluskenclasse, wie dies freilich auch früher schon mehrfach geschehen ist. In seiner bekannten Untersuchung „Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere" (1848) theilt er die Mollusken in vier Classen, deren erste die Tunicaten sind. Brachiopoden und Lamellibranchiaten bilden die Classe der Acephala, in der dritten Classe vereinigt er Gasteropoden, Heteropoden und Pteropoden, die vierte endlich stellen die Cephalopoden dar. Die Tunicaten bringt er nach Savigny's Vorgang in die zwei Ordnungen der Ascidiae (Tethydes) und Salpae (Thalides) (p. 176). Uebrigens erwägt Leuckart auch die Frage, ob nicht vielleicht den Tunicaten eine selbständige Stellung ausserhalb des Molluskenstammes anzuweisen sei: „Dass sie indessen gänzlich von den Mollusken abzusondern seien, scheint mir zweifelhaft, obwohl man nicht verkennen kann, dass sie vor den übrigen Gruppen dieser Thiere in mehrfacher Beziehung sehr auffallend sich auszeichnen. Will man sie übrigens wirklich von den Mollusken entfernen, so müssen sie, nach meiner Meinung, eine eigene Abtheilung in dem Thierreiche bilden, der dann auch vielleicht die Bryozoen einzuverleiben sind. Am natürlichsten möchte dann solche zwischen den Echinodermen und Würmern ihren Platz finden" (p. 125).

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Tunicaten und Bryozoen, auf die Leuckart hinweist, sind schon früher von mehreren Forschern behauptet worden. Ohne die verschiedenen Modificationen, die diese Auffassung im Laufe der Jahre erlitten hat, im einzelnen auseinandersetzen zu wollen — denn es wird dies in einem späteren Abschnitte, in welchem auch der vermeintlichen Beziehungen zu den Brachiopoden gedacht werden soll, am Schlusse dieses Buches geschehen — möchte ich doch schon an dieser Stelle das wesentliche Moment, auf welches sich die Annahme einer solchen Verwandtschaftsbeziehung stützt, hervorheben. Zu erwähnen sind zwei verschiedene Auffassungen über die Homologien der Organe in den beiden Thierstämmen. Die eine vertrat **Milne-Edwards,** der davon ausging, dass der Kiemensack der Ascidien aus einer weiteren Entwicklung des Pharynx der Bryozoen hervorgegangen sei. **P. J. Van Beneden** (No. 113, T. 18, p. 32, No. 113a, p. 54 fg) dagegen führt den Kiemendarm der Tunicaten auf den Tentakelkranz der Bryozoen zurück, dessen einzelne Glieder eingezogen worden und mit einander verwachsen seien. Nothwendigerweise vergleicht er dann den Bryozoenmund mit der Oeffnung des Darmcanals in den Kiemendarm bei den Ascidien. Trotzdem ist hier Van Beneden weit davon entfernt, Tunicaten und Bryozoen zu einer Classe der Molluscoidea, die später so grossen Anklang gefunden hat, zusammenzufassen, vielmehr stellt er die ersteren zu den Mollusken, die letzteren zu den Polypen. Die einzelnen Gruppen aber, welche die

beiden „Divisions“ der Mollusken und Polypen bilden, glaubt er sämmtlich in eine aufsteigende Entwicklungsreihe bringen zu können, und die Tunicaten sind es, welche nach unten hin sich den Bryozoen, nach oben den Acephalen verbinden. Sein System stellt sich demnach in folgender Weise dar (No. 113a, p. 58):

Mollusques.	Céphalopodes.	
	Gastéropodes.	*Salpiens.*
	Acéphales.	*Pyrosomiens.*
	Tuniciers.	*Ascidiens.*
		Polyascidiens.
		Pérophoriens.
Polypes.	Bryozoaires.	
	Médusaires.	
	Anthozoaires.	
	Alcyonaires.	

Mit dieser systematischen Tabelle deckt es sich eigentlich nicht ganz, wenn Van Beneden die Aehnlichkeit der Ascidien mit den Bryozoen für grösser erklärt als mit den Acephalen: „Si nous avons vu une si grande ressemblence entre les Acéphales et les Ascidies, nous allons en voir une plus grande encore en comparant ces derniers avec les Bryozoaires: une Ascidies ne nous paraît en effet qu'un Bryozoaire à seconde puissance, si ont peut s' exprimer ainsi“ (p. 55). Man würde dementsprechend erwarten, dass er entweder die Bryozoen sowie die Tunicaten zu den Mollusken stellt, oder beide in einer besonderen Gruppe vereinigt, die zwischen Polypen und Mollusken stehen müsste. Was Van Beneden's Classification der verschiedenen Tunicatenformen anbelangt, so hat dieselbe kaum weiteren Eingang gefunden. Auffallend kann es erscheinen, dass die drei Gruppen der Ascidien, die er anführt, nicht zu einer höheren zusammengefasst sind und sich mit den von **Milne-Edwards** (No. 112a) aufgestellten der Ascidies simples, composées und sociales insofern nicht ganz decken, als die letzteren auf die Perophoriden beschränkt sind. Die längst bekannten Dolioliden rechnet er wohl den Salpen zu, die Appendicularien aber sind als Tunicaten noch nicht erkannt.

Die Stellung, die Van Beneden den Tunicaten unter den Mollusken einräumt, und die Eintheilung dieser letzteren in die vier Classen sind also die nämlichen, die später Leuckart (vergl. oben p. 68) neu und umfassender begründet hat. Auch **Victor Carus** hat 1853 (No. 123, p. 445) die Tunicaten unter den Mollusken angeführt und zu den Acephalen in die nächste Beziehung gebracht. So wie bei Van Beneden und Leuckart bilden auch hier die Tunicaten eine besondere Molluskenclasse, der die Acephala, Cephalophora und Cephalopoda als gleichwerthig nebengestellt sind.

In der ersten Auflage dieses Werkes (Bd. III. I. 1862) kehrt **Bronn** in mehrfacher Beziehung zu Cuvier's Anschauungen zurück. Den ersten Unterkreis der Weichthiere (Malacozoa) bilden die Acephala und die zweite Classe dieser letzteren die Tunicaten. Zwischen diesen und den Bryozoen,

die die erste Classe darstellen, bestehen nach Bronn's Auffassung so vielfache Beziehungen, dass ihre Zusammenfassung zu einer höheren Gruppe nothwendig erscheint. Damit finden die bereits von Milne-Edwards und Van Beneden geäusserten Ansichten neue Anerkennung. Die dritte Classe wird von den Brachiopoden, die vierte von den Lamellibranchiaten gebildet. Durch die Nebeneinanderstellung der Bryozoen, Tunicaten und Brachiopoden wird in gewisser Weise auch der Auffassung derjenigen Rechnung getragen, welche die Uebereinstimmung im Bau dieser Formen durch ihre Vereinigung als Molluscoidea zum Ausdruck bringen. Das System der Malacozoa Acephala giebt Bronn demnach in folgender Tabelle:

Conchacephala.	4. Elatacephala (Lamellibranchia). 3. Brachionacephala (Brachiopoda).
Saccacephala.	2. Ascidiacephala (Tunicata s. Saccophora). 1. Bryacephala (Bryozoa s. Polyzoa).

Was im besonderen das System der Tunicaten anbelangt, so gilt Bronn als das oberste Eintheilungsprincip die festsitzende oder freischwimmende Lebensweise, und er stimmt darin mit Blainville überein, wie aus dessen bereits im Jahre 1816 veröffentlichter Mittheilung (vergl. oben p. 43) leicht ersichtlich ist. Aus dieser Eintheilung ergiebt sich mit Nothwendigkeit die Abtrennung der Pyrosomen von den festsitzenden Ascidien und ihre Einordnung unter die Schwimmascidier.

I. Nectascidia. Schwimmascidier.
1. Fam. Appendiculariadae.
2. Fam. Salpidae.
3. Fam. Doliolidae (Cyclomyaria).
4. Fam. Pyrosomatidae.

II. Chthonascidia. Sitzascidier.
1. Fam. Pelonaeidae.

Ascidiae s. Tethyae.

2. Fam. Ascidiae compositae (Botryllidae).
3. Fam. Ascidiae sociales (Clavellinidae).
4. Fam. Ascidiae simplices (Ascidiadae).

Die vier Familien der Nectascidia sind natürliche und wohlabgegrenzte Gruppen; gegen die Art der Eintheilung der Chthonascidia lassen sich dagegen leicht begründete Bedenken erheben, die namentlich die Aufzählung der Pelonaeiden als eine selbständige, den Ascidiae simplices gleichwerthige Gruppe betreffen.

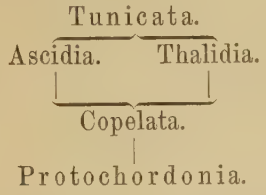
In dieser Beziehung bedeutet die Eintheilung der Tunicaten, die **Haeckel** wenige Jahre später in seiner „Generellen Morphologie" giebt, einen entschiedenen Fortschritt. Haeckel behält die Eintheilung in die beiden Bronn'schen Gruppen bei, nur erhebt er sie zu Subclassen. Seine vier Ordnungen der Nectascidia (Copelata, Thaliada, Cyclomyaria, Luciae) entsprechen, mit Ausnahme der Namen, vollkommen den vier Familien

im Bronn'schen System. Die zweite Subclasse, die Chthonascidiae, gliedert sich ihm aber in folgender Weise:

I. Ord. Monascidiae.
1. Fam. Pelonaeida.
2. Fam. Phallusida.

II. Ord. Synascidiae.
1. Fam. Ascidiae sociales.
2. Fam. Ascidiae compositae.

Auch Haeckel rechnet die Tunicaten zu den Mollusken und zwar zum ersten Subphylum derselben, den Himatega. Die erste Classe dieser bilden die Bryozoen, die zweite die Mantelthiere. Seiner Ansicht nach bestehen „nahe Verwandtschaftsbeziehungen der Tunicaten sowohl zu den Bryozoen, als zu den Brachiopoden und Lamellibranchien", und „alles deutet darauf hin, dass die Tunicaten schon sehr frühzeitig von der gemeinsamen Molluskenwurzel sich abgezweigt und als selbständige isolirte Gruppe entwickelt haben". Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Gruppen der Tunicaten selbst stellt er sich in der Weise vor, dass die gemeinsame Stammform den gegenwärtig lebenden Appendicularien sehr ähnlich gewesen sei und dass sich von dieser aus zwei divergente Aeste entwickelt hätten: einerseits die schwimmenden, andererseits die festsitzenden Tunicaten. „Diese beiden Subclassen, Nectascidiae und Chthonascidiae, scheinen zwei unabhängig von einander entwickelte Hauptzweige der Classe darzustellen". An dieser letzteren Auffassung hält Haeckel im wesentlichen noch jetzt fest, wenn er auch die beiden Unterclassen in etwas verschiedenem Umfange versteht als früher. In der letzten Auflage der „Anthropogenie" (1891) versinnlicht er die Stellung und das System der Tunicaten in folgender Weise:



Aus dem Kreise der Mollusken sind hier also die Mantelthiere weit entfernt. Sie erscheinen vielmehr zu den Vertebraten in Beziehung gebracht auf Grund bestimmter entwicklungsgeschichtlicher Thatsachen, die zuerst **Kowalevsky** aufgedeckt hat. Kowalevsky's erste Mittheilung stammt aus dem Jahre 1866 (No. 132 b.), seine zweite glänzende Untersuchung (No. 132 c.) wurde fünf Jahre später veröffentlicht und bewirkte eine vollständige Aenderung der Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen. Zwar versucht noch **Claus** im Jahre 1872 (No. 134) an der Molluskennatur der Tunicaten festzuhalten, indem er sie als die erste Classe des Molluskentypus aufführt, hat aber später sehr bald den bedeutsamen entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen Rechnung getragen und die Mantelthiere als einen besonderen Typus betrachtet. Die Eintheilung des

Tunicatentypus ist in den späteren Auflagen der „Grundzüge der Zoologie“ (1882) im wesentlichen die gleiche wie in den früheren die der Tunicatenclasse und unterscheidet sich in mehrfacher Beziehung von der, die Bronn und Haeckel gegeben haben.

I. Classe. Tethyodea. Ascidien.
1. Ord. Copelatae.
2. Ord. Ascidiae simplices.
3. Ord. Ascidiae compositae.
4. Ord. Ascidiae salpaeformes (Pyrosomen).

II. Classe. Thaliacea. Salpen.
1. Ord. Desmomyaria. (Salpidae.)
2. Ord. Cyclomyaria. (Doliolidae.)

Die freischwimmende oder festsitzende Lebensweise ist hier als oberstes Eintheilungsprincip nicht mehr verwerthet, und die Pyrosomen sind, wie bereits bei Savigny (vergl. oben p. 44) und Latreille (p. 59) zu den Tethyen gestellt. Die Ordnung der Tethydes des zuletzt genannten Forschers erscheint hier um die Copelaten bereichert und zu einer Classe erhoben. Bei den Thaliaceen bleiben demnach nur die Salpen und Dolioliden, die als Desmomyaria und Cyclomyaria die Bedeutung von Ordnungen erhalten haben. Doch ist die letztere Benennung früher schon von Troschel und Bronn angewendet worden.

In die von **Ludwig** besorgte Ausgabe der Leunis'schen Synopsis (No. 141) ist dieses System der Tunicaten in vollem Umfange aufgenommen worden.

Das System der Tunicaten, das **Gegenbaur** (No. 138) gegeben hat, unterscheidet sich von den vorhergehenden hauptsächlich dadurch, dass den Copelaten gegenüber sämmtliche anderen Formen als Acopa zusammengefasst sind:

I. Classe. Copelata.
1. *Appendiculariae.*

II. Classe. Acopa.
1. *Ascidiae.*
Simplices.
Sociales.
Compositae.
2. *Luciae.*
3. *Cyclomyaria.*
4. *Thaliadae.*

Die beiden Classen haben also ganz anderen Umfang und verschiedene Bedeutung als bei Bronn, Haeckel und Claus. Wie die Bezeichnungen lehren, ist ihre Aufstellung auf das Vorkommen oder den Mangel eines Ruderschwanzes bei den verschiedenen Tunicatenformen zurückzuführen. Doch erklärt Gegenbaur, jene Benennungen beibehalten zu haben, „ohne jedoch auf jenes Merkmal einen Werth zu legen, der ihm nicht zukommt; denn auch bei den Acopen besitzen die Larven mancher jenes

Ruderorgan". Ob aber diese letztere Thatsache wirklich, wie Gegenbaur meint, das Vorhandensein oder den Mangel des Ruderschwanzes bei der ausgebildeten Form für die systematische Eintheilung der Tunicaten werthlos macht, möchte doch bestreitbar sein. Unzweifelhaft aber ist er im Rechte, wenn er die hohe Wichtigkeit des Gegensatzes im Baue des Kiemenkorbes betont, der darin besteht, dass bei den Copelaten zwei Spiracula nach aussen sich öffnen, während die Kiemenspalten bei den Acopen in einen Raum geöffnet sind, „der aus einem Theile der Anlage der Copelaten-Spiracula hervorgeht".

Die nämlichen beiden Tunicatenclassen treffen wir unter veränderten Namen bei **Balfour** (No. 138a). Wenn die eine als Caducichordata, die andere als Perennichordata bezeichnet wird, so ist im Gegensatze zu Gegenbaur nicht nur auf das Vorkommen oder den Mangel des ganzen Ruderschwanzes, sondern sogar eines Theiles desselben ein grosses Gewicht gelegt. Die hohe Bedeutung des sog. Chordaorganes kommt in noch schärferer Weise dadurch zum Ausdruck, dass, wie ich meine, ganz überflüssiger Weise die Bezeichnung Tunicata durch Urochorda ersetzt wird. Balfour hält sich an folgendes Tunicatensystem:

I. Caducichordata.

A. Simplicia. { Solitaria (Ascidia). / Socialia (Clavellina).

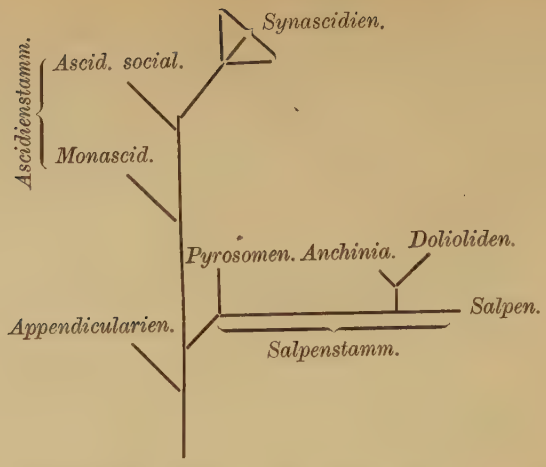
B. Composita. { Sedentaria (Botryllus). / Natantia (Pyrosoma).

C. Conserta. { Salpidae. / Doliolidae.

II. Perennichordata. *(Appendicularia).*

Was im besonderen die Classification der sog. Caducichordata anbelangt, so wird dieselbe kaum als eine glückliche zu bezeichnen sein. Die Lostrennung der zusammengesetzten Ascidien und Pyrosomen von den übrigen Ascidien resp. den Thaliaceen und ihre Zusammenfügung zu einer besonderen Gruppe geht noch über Lesueur und Savigny hinaus, welche zuerst auf die Aehnlichkeit dieser Formen hingewiesen haben. Die Pyrosomen sind durch eine so continuirliche Reihe Zwischenformen mit den Dolioliden verbunden und andererseits weisen die Botrylliden und übrigen Synascidien so innige Beziehungen zu den socialen und Monascidien auf, dass jene Vereinigung unnatürlich erscheint.

Es hat daher **Seeliger** (No. 143) wie bereits Blainville die Pyrosomen bei den Thaliaceen belassen und diesen gegenüber alle Ascidien in einem zweiten Stamme vereinigt. Beide Aeste leiten sich von Appendicularien ähnlichen Vorfahren ab. In dem einen Stamme (Ascidien) erfolgte Festsetzung; die Formen des anderen erhielten sich trotz der Rückbildung des Ruderschwanzes infolge weitgehender Umbildungen im Vorderabschnitte freischwimmend. Die Hauptgruppen der Tunicaten ordnen sich ihm also zu folgendem Bilde:



Seither sind namentlich durch Herdman, wie ich oben ausgeführt habe, Formen bekannt geworden, welche die Aufstellung neuer höherer Gruppen (Octacnemus) nothwendig gemacht haben. In neuester Zeit sind ferner eine Reihe Untersuchungen über die ungeschlechtliche Vermehrung der Tunicaten veröffentlicht worden, welche uns zu einer eingehenden Prüfung der Frage veranlassen müssen, ob nicht vielleicht die Knospung mehrere Male selbständig innerhalb der Ascidienclasse entstanden sei und ob dann die Eintheilung in sociale, einfache und Synascidien natürlichen Gruppen noch entspricht. Endlich wird zu untersuchen sein, ob die neuerdings bekannt gewordenen Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Salpen die Stellung dieser Familie am äussersten Ende des Stammes gerechtfertigt erscheinen lassen.

In einigen in neuester Zeit erschienenen systematischen Arbeiten über Tunicaten sind manche dieser Fragen in einem verschiedenen Sinne, als es in dem oben wiedergegebenen Stammbaume ausgedrückt ist, beantwortet worden. Zwei dieser Tunicatensysteme, die zu den wichtigsten gehören, sollen hier noch behandelt werden; das eine hat Lahille, das andere Herdman aufgestellt.

Das System **Lahille's** (No. 145) stellt sich in folgender Tabelle dar:

Classes.	Ordres.	Sous-Ordres.	Familles.
Atremata.	Archipneusta.	Kowalevskiadae.	Kowalevskidae.
		Appendiculariadae.	Appendicularidae.
Hemitremata.	Syringobranchiata.	. . . . .	Salpidae.
			Octacnemidae.

Classes.	Ordres.	Sous-Ordres.	Familles.
Eutremata.	Aplusobranchiata.	Didemniadae.	Doliolidae.
			Pyrosomidae.
			Didemnidae.
			Distomidae.
		Polycliniadae.	Polyclinidae.
			Aplididae.
	Phlebobranchiata.	Cioniadae.	Cionidae.
		Ascidiadae.	Ascididae.
			Corellidae.
			Corynascididae.
	Stolidobranchiata.	Cynthiadae.	Botryllidae.
			Styelidae.
			Cynthidae.
		Molguliadae.	Eugyridae.
			Molgulidae.

Als Eintheilungsprincip verwerthet Lahille die Beschaffenheit des Kiemendarmes, und nach ihr bringt er die Tunicaten in drei Classen. Die erste bildet eine natürliche und scharf abgegrenzte Gruppe und umfasst die Copelaten oder Perennichordata der früheren Autoren. Der Kiemendarm öffnet sich durch zwei Spalten direct nach aussen, und eine Peribranchialhöhle fehlt. Die beiden Spiracula hält er aber für grundverschieden von den Kiemenspalten der Ascidien und nennt deshalb die Copelaten: Atremata; „ils ne possèdent pas non plus de trémas, en désignant par ce mot les stigmates branchiaux des Ascidies. Les Appendiculaires constituent donc une première classe, caractérisée par l'absence de ces fentes, et que pour ce motif je nommerai: classe des Atremata“ (p. 7).

In der zweiten Classe, der Hemitremata, vereinigt er die Salpen und den Octacnemus. Eine Peribranchialhöhle ist bei diesen bereits vorhanden, aber es bestehen, wie er annimmt, gleichzeitig die beiden ursprünglichen Spalten der Appendicularien. Dazu kämen noch die Rudimente von echten Spalten: „Toutefois, les Salpes possèdent en outre des trémas rudimentaires représentés par des culs-de-sac ou même par de simples bandes vibratiles. On peut donc désigner sous le nom d' Hemitremata la classe qu'ils forment“. In wie weit die hier gegebene Definition auf Octacnemus zutrifft, lässt sich bei der noch ungenügenden Kenntniss von seinem Bau augenblicklich kaum sicher feststellen. Aber auch der Organismus der Salpen kann in mehrfacher Beziehung anders gedeutet werden, als es Lahille thut. Wie schon von verschiedenen Seiten hervorgehoben worden ist, lassen sich die beiden Spalten zu den Seiten des Kiemenbandes auch so erklären, dass sie aus der Verschmelzung

einer grösseren Zahl echter Kiemenspalten einer Dolioliden ähnlichen Vorfahrenform hervorgegangen seien und also nicht mehr die stets unverändert gebliebenen beiden Spiracula der Copelaten repräsentiren würden. Ebenso wird man sehr begründeten Einspruch dagegen erheben können, dass gewisse Complicationen, die den Bau des Kiemenbandes der Salpen betreffen, mit Bildungen von echten Kiemenspalten homologisirt werden. Es wird sich das später noch bei der Schilderung des Baues der Salpen deutlicher ergeben.

Die dritte Classe, die Eutremata, ist die weitaus umfangreichste und begreift alle die Formen, deren Kiemendarm- und Peribranchialhöhlen durch echte Kiemenspalten, „véritables trémas" mit einander communiciren. Ob diese letzteren durchwegs Neubildungen darstellen oder nicht vielleicht zum Theil aus den beiden ursprünglichen Spiraculen hervorgegangen sind, ist Lahille nicht ganz sicher. Die weitere Eintheilung dieser gattungs- und familienreichen Classe trifft er nach der besonderen Beschaffenheit der seitlichen Kiemendarmwände und stellt drei Ordnungen auf. Die erste derselben, die Aplusobranchiata, zeigt die Wandung des Kiemendarmes „sans côtes longitudinales et sans sinus anastomotiques longitudinaux". Hierher rechnet er neben einer Anzahl socialer und Syn-Ascidien die Pyrosomen und Dolioliden. Die Ordnung der Phlebobranchiata besitzt Kiemendarmwandungen „à sinus anastomotiques longitudinaux" und wird von einer Anzahl socialer und Mon-Ascidien gebildet. Die Stolidobranchiata endlich haben Kiemendarmwandungen mit Längsrippen (à côtes longitudinales) und umfassen wiederum einfache und zusammengesetzte Ascidien.

Wird schon bei der Aufstellung der Ordnungen das Vorkommen oder der Mangel von Knospung und Stockbildung als ein Eintheilungsprincip fallen gelassen, so geht Lahille mehrfach sogar so weit, Synascidien- und Monascidien-Genera in einer Familie zu vereinigen. Man sieht, es wird hier in der ausgiebigsten Weise der Auffassung Giard's, Lacaze-Duthiers', Drasche's und Anderer Rechnung getragen, dass in einem natürlichen Systeme der Ascidien die einfachen und zusammengesetzten Formen unmöglich getrennt werden dürften. Ob aber in dem Bestreben, lediglich auf Grund von Verschiedenheiten des Kiemendarmes ein natürliches System zu schaffen, nicht neue künstliche Gruppirungen entstanden sind, wird weiterhin noch zu untersuchen sein.

Jedenfalls ist es bemerkenswerth, dass ein so erfahrener Tunicatenkenner wie **Herdman** auch in seinem neuesten System (No. 146) einen ganz anderen Weg einschlägt als Lahille, allerdings aber auch zu weniger überraschenden Ergebnissen kommt. Diese fügen sich jedoch, wie ich glaube, besser in die Reihe der im Laufe der Zeit nur allmählig sich vervollkommnenden Systeme. Herdman's Ansichten ergeben sich aus folgender Tabelle:

Order I. Ascidiacea.
Suborder I. Ascidiae simplices.
Fam. 1. Molgulidae.
Fam. 2. Cynthiidae.
Subfam. 1. Bolteniinae.
Subfam. 2. Cynthiinae.
Subfam. 3. Styelinae.
Fam. 3. Ascidiidae.
Subfam. 1. Corellinae.
Subfam. 2. Hypobythiinae.
Subfam. 3. Ascidiinae.
Subfam. 4. Cioninae.
Fam. 4. Clavelinidae.
Suborder II. Ascidiae compositae.
Fam. 1. Botryllidae.
Fam. 2. Distomidae.
Fam. 3. Polyclinidae.
Fam. 4. Didemnidae.
Fam. 5. Diplosomidae.
Fam. 6. Coelocormidae.
Fam. 7. Polystyelidae.
Suborder III. Ascidiae Luciae.
Fam. Pyrosomidae.
Order II. Thaliacea.
Suborder I. Cyclomyaria.
Fam. Doliolidae.
Suborder II. Hemimyaria.
Fam. 1. Salpidae.
Fam. 2. Octacnemidae.
Order III. Larvacea.
Fam. Appendiculariidae.

Auch Herdman bringt hier die Tunicaten in drei Gruppen, aber diese entsprechen nur zum Theil den drei Classen im Systeme Lahille's. Identisch sind nur des letzteren Atremata mit den Larvacea, während die Hemitremata nur der zweiten Unterordnung der Thaliacea, den Hemimyaria entsprechen. Offenbar verfährt Herdman, wie es ja bereits vielfach geübt wurde, viel naturgemässer, wenn er die Dolioliden derselben Ordnung wie die Salpen zuzählt und nicht mit den Ascidien vereinigt. Ob er aber darin im Rechte ist, dass er nach Savigny's Vorgang die Pyrosomen der Ordnung der Ascidiacea, wenn auch als eine besondere Unterordnung einfügt, lässt sich bestreiten. Bemerkenswerth ist es, dass Herdman an der Unterscheidung in einfache und zusammengesetzte Ascidien festhält und dieselben als zwei Unterordnungen betrachtet. Dagegen giebt er die von Milne-Edwards geschaffene Gruppe der Ascidiae sociales als eine jenen gleichwerthige auf und stellt die fraglichen Formen als Familie der

Clavelinidae zu den Ascidiae simplices. Dadurch erhalten das Vorkommen oder der Mangel von ungeschlechtlicher Vermehrung nur eine untergeordnetere Bedeutung für die Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb des Ascidienstammes.

Literaturverzeichniss zum ersten Abschnitte.

(1) **Homer**, Ilias. 16. 747. conf. Athenaeus I. 13. D.
(2) **Epicharmus**, vidi apud Athenaeum. III. 85. C.
(3) **Aristophanes**, Lysistrate. 549.
(4) **Aristoteles**, Naturgeschichte der Thiere. Uebersetzt von A. Karsch. 1866 u. fg. lib. IV. cap. 1; IV. 4. 2; IV. 6. 1—3; IV. 8. 19; V. 13. 8; VIII. 1. 5; — I. 1. 8; V. 13. 10; — IV. 7. 8.
(5) —— Ueber die Theile der Thiere. Uebersetzt von A. Karsch. 1855. lib. IV. cap. 5.
(6) —— Fünf Bücher von der Zeugung und Entwicklung der Thiere. Uebersetzt von Aubert und Wimmer. 1860. lib. III. 123.
(7) **Cajus Plinius**, Naturgeschichte. Uebersetzt von Strack 1853—55.
(8) **Aelianus**, Thiergeschichten. Uebersetzt von Fr. Jacobs. Stuttgart 1839—1842. XIII. 27.
(9) **Athenaeus**, Deipnosophistae. I. 13. D; III. 85. C; III. 88. A.
(10) **Avicenna**, De animalibus per magistrum Michaelem Scotum de arabico in latinum translatus. Opera omnia Vol. I. Venetiis 1508.
(11) **Albertus Magnus**, De Animalibus libri vigintisex. Venetia 1495.
(12) **Nic. Marescalcus Thurius**, Historia aquatilium latine ac grece cum figuris. Rostock 1520.
(13) **Gyllius**, Ex Aeliani historia latini facta. Lugduni 1533.
(14) —— Liber summarius de gallicis et latinis nominibus piscium Massiliensium. Lugduni 1533,
(15) **Adam Lonicer**, Naturalis historiae opus novum in quo tractatur de natura et viribus arborum, fruticum, herbarum animantiumque terrestrium volatilium et aquatilium. Frankfurt 1551.
(16) **Belon**, L'histoire naturelle des etranges poissons marins. Paris 1551.
(17) **Ed. Wotton**, De differentiis animalium libri decem. Paris 1552.
(18) **Belon**, De aquatilibus libri duo cum εἰconibus ad vivam ipsorum effigiem, quoad eius fieri potuit, expressis. Paris 1553.
(19) **Rondelet**, Libri de piscibus marinis in quibus verae piscium effigies expressae sunt. Lugduni 1554.
(20) —— Universae aquatilium historiae pars altera, cum veris ipsorum imaginibus. Lugduni 1555.
(21) **Conrad Gesner**, Historiae animalium liber IV. qui est de piscium et aquatilium animantium natura. Tiguri 1558.
(22) — Fischbuch, das ist ausführliche Beschreibung und lebendige Conterfactur aller und jeden Fischen. Frankfurt 1598.
(23) **Aldrovandi**, De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor. De Mollibus, Crustaceis, Testaceis et Zoophytis. Bononia 1642. Erste Ausgabe 1606.
(24) **Jo. Euseb. Nieremberg**, Historia naturae, maxime peregrinae, libris XVI distincta. Antverpiae 1635.
(25) **Johannes Jonstonus**, Historiae naturalis de exanguibus aquaticis libri IV. cum figuris aeneis. Frankfurt 1650.
(26) —— Historiae naturalis de Insectis libri IV. Frankfurt 1653.

(27) **Fr. Redi,** Osservationi intorno agli animali viventi che si trovano negli animali viventi. Firenze 1684. (Ich kenne dieses Werk nur aus dem späteren Abdruck in „Opere di Fr. Redi". Seconda Edizione Neapolitana. T. II. 1778, p. 34 und folg. p. 106 ff. Taf. XI, XII.)

(28) **Martin Lister,** Conchyliorum Bivalvium utriusque aquae exercitatio anatomica tertia. London 1696, Taf. 7, p. 93. Die betreffende Tafel findet sich auch als 19te mit Erklärung im Appendix zu Historiae Conchyliorum libri IV. London 1685—1692.

(29) **Geo. Rumphius,** D'Amboinsche Rariteitkamer. Amsterdam 1705.

(30) **J. Th. Klein,** Naturalis dispositio Echinodermatum. Accessit lucubratiuncula de aculeis Echinorum marinorum cum spicilegio de Belemnitis. 1734.

(31) **Linnaeus,** Systema Naturae sive regna tria naturae systemace proposita per classes, ordines, genera et species. Lugduni 1735.

(32) **Jan. Plancus,** De Conchis minus notis liber cui accessit specimen aestus reciproci maris superi ad littus portumque Arimini. Venetiis 1739.

(33) **Linnaeus,** Systema Naturae. Secundum sextam Stockholmiensem emendatam et auctam editionem. Lipsiae 1748.

(34) **Vit. Donati,** Della storia naturale marina dell'Adriatico. Venezia 1750.

(35) **Linnaeus,** Museum Adolphi Friderici regis, in quo animalia rariora imprimis, et exotica: Quadrupedia, Aves, Amphibia, Pisces, Insecta, Vermes describuntur et suetice cum iconibus. Holmiae 1754.

(36) **John Ellis,** An essay towards a natural history of the Corallines, and other marine productions of the like kind, commonly found on the coasts of Great-Britain and Ireland. London 1755.

(37) **Bigot de Morogues,** Mémoire sur un animal aquatique d'une forme singulière. Mém. de Math. et de Phys. présent. à l'Acad. Paris 1755. T. II.

(38) **Browne,** The civil and natural history of Jamaica. 2. Ausgabe. London 1789. 1. Ausgabe 1756.

(39) **A. Schlosser,** An account of a curious, fleshy, corallike substance; in a letter to Mr. Peter Collinson, with some observations on it communicated to Mr. Collinson by Mr. John Ellis. Philosoph. Transact. Vol. 49. Part. II. 1756.

(40) **Linnaeus,** Systema Naturae. 10. Ausgabe. T. I. 1758.

(41) **W. Borlase,** The natural history of Cornwall. 1758.

(42) **Baster,** Opuscula subseciva, observationes miscellaneas de animalculis et plantis quibusdam marinis, eorumque ovariis et seminibus continentia. Harlem 1759/1765. Liber II, p. 84. 1760.

(43) **Jan. Plancus,** De incessu marinorum Echinorum ac de rebus quibusdam aliis marinis ad Ferdinandum Bassium Epistola. 1760. Taf. II, Fig. 4—7. Abgedruckt auch in der 2. Ausgabe von De Conchis minus notis. 1760.

(44) **Bohadsch,** De quibusdam animalibus marinis, eorumque proprietatibus. Dresdae 1761.

(45) **Alex. Russell,** An account of a remarkable marine production: in a letter of the Reverend Thomas Birch. Philos Trans. Vol. 52. Part. II. 1762.

(46) **Janus Plancus,** De duplici Tethyi genere, et de Manu marina ad pium Jannellium Senensem academicum physiocriticum. Atti dell'Acad. delle Scienze d. Siena d. Fisio-Critici. T. II. Siena 1763, p. 217, Taf. VIII.

(47) **George Edwards,** Gleanings of natural history, containing figures of Quadrupeds, Birds, Insects, Plants. Part. III. 1764. Taf. 356, p. 303.

(48) **Pallas,** Elenchus Zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones cum selectis auctorum Synonymis. 1766.

(49) —— Miscellanea zoologica quibus novae imprimis atque obscurae animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur. 1766

(50) **Linnaeus,** Systema Naturae. 12. Ausgabe. T. I. pars 2. 1767.

(51) **Joh. Ernst Gunner,** Der See-Beutel (Tethyum Sociabile) vollständig beschrieben. Der Drontheimischen Gesellschaft Schriften aus dem Dänischen übersetzt. Bd. III, p. 69, Taf. III, Fig. 3. Kopenhagen 1767.

(52) **Hawkesworth**, Relation des voyages enterpr. pour faire des découverts. Bd 2, p. 212. Paris 1774. Die erste englische Ausgabe erschien 1770.
(53) **Joach. Friedr. Bolten**, Nachricht von einer neuen Thierpflanze. Hamburg 1770. De novo quodam Zoophytorum genere epistola. 1771.
(54) **P. S. Pallas**, Spicilegia Zoologica quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur. Fasc. X. Berlin 1774.
(55) **John Phipps**, A voyage towards the Northpole undertaken by his Maj. command. p. 199, Taf. XIII, Fig. 3. London 1774.
(56) **Petr. Forskål**, Descriptiones animalium avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientali observavit. 1775.
(57) —— Icones rerum naturalium, quas in itinere orientali depingi curavit. 1776. Taf. 27, Fig. D, E; Taf. 35; Taf. 36, Fig. A—H.
(58) **O. F. Müller**, Zoologia Danica seu animalium Daniae et Norvegiae rariorum ac minus notorum descriptiones et historia. Hafniae 1788—1806. — Die erste Ausgabe der Icones begann bereits 1777. — Zoologiae Danicae prodromus erschien 1776.
(59) **Dicquemare**, Sacanimal. Observations sur la Physique, sur l'histoire naturelle et sur les Arts. Bd. 9, p. 137, Taf. I, Fig. 1—7. Paris, Februar 1777.
(60) —— Le Reclus marin. ibid., p. 356, Taf. II, Mai 1777.
(61) **Otho Fabricius**, Fauna Groenlandiae. Hafniae 1780.
(62) **Dicquemare**, Les Coeurs-unis. Observat. s. la Phys. Bd. 16, p. 304, Taf. II. Paris, October 1780.
(63) —— L'Informe. Observat. s. la Physique. Bd. 20, p. 349, Taf. II. Paris, November 1782.
(64) **John Ellis**, The natural history of many curious and uncommon Zoophytes, collected from various parts of the globe. London 1786.
(65) **Linnaeus**, Systema Naturae. 13. Ausgabe, T. I. Pars VI, 1788. Cura Joa. Frid. Gmelin.
(66) **Bruguière**, Histoire naturelle des Vers, Coquilles, Mollusques et Zoophytes. Paris 1789, 92. Tableau encyclopédique et méthodique cont. l'helminthologie. 1791. Aus Encyclopédie méthodique. Paris 1789—1832. T. I.
(67) **Geo. Shaw**, Vivarium naturae, or the naturalist's miscellany. London 1789—1813. T. 5, T. 7.
(68) **Renier**, Lettera al Sign. Olivi sopra il Botrillo, piantanimale marino. Chiozza 1793. (Auch in Opuscoli di Milano T. 16.)
(69) **Ant. Coquebert**, Mémoire sur deux espèces d'Ascidies. Bulletin des Sciences par la Société Philomatique. Bd. I. Pars II, p. 1, Taf. I. Avril 1797.
(70) **G. Cuvier**, Note sur l'anatomie des Ascidies. ibid.
(71) —— Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux. Paris 1798.
(72) **Lamarck**, Système des animaux sans vertèbres ou tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux. Paris 1801.
(73) **Bosc**, Histoire naturelle des Vers. Suite à l'hist. natur. de Buffon. T. II, p. 168 u. folg. Paris 1802.
(74) **Tilesius**, Abbildung und Beschreibung eines neuen Seebeutels aus dem Atlantischen Ocean (Thetys vagina). Jahrbuch der Naturgeschichte. Leipzig 1802, p. 150, Taf. 5 und 6.
(75) **Bory de St. Vincent**, Voyage dans les quatre principales îles des Mers d'Afrique fait par ordre du gouvernement pendant les années 1801 et 1802. Bd. I, p. 107, Taf. VI, Fig. 2. Paris 1804.
(76) **G. Cuvier**, Mémoire sur les Thalides (Thalia Brown) et sur les Biphores (Salpa Forskål). Ann d. Mus. d'hist. natur. T. 4. 1804, p. 360. Später nochmals abgedruckt in Mém. pour servir à l'hist. et à l'anatom. des Mollusques. Mém. No. 19. Paris 1817.
(77) **Péron**, Mémoire sur le nouveau genre Pyrosoma. Annales du Muséum nat. d'hist. natur. T. 4. 1804, p. 437. (Abgedruckt in No. 79, p. 485.)
(78) **Cuvier**, Leçons d'anatomie comparée Vol. II, p. 312; Vol. IV, p. 125, 428. Paris 1805.

(79) **Péron,** Voyage de découvertes aux terres Australes, pendant les années 1800—1804. Paris 1807—10. T. I. Atlas, Taf. 30, Fig. 1, 4; Taf. 31, Fig. 3.

(80) **Lamarck,** Philosophie zoologique, ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux. Paris 1809. Deutsche Uebersetzung von A. Lang, p. 155.

(81) **Spix,** Geschichte und Beurtheilung aller Systeme in der Zoologie nach ihrer Entwicklungsfolge von Aristoteles bis auf die gegenwärtige Zeit. Nürnberg 1811.

(82) **G. Cuvier,** Sur un rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal. Annales du Muséum nat. d'hist. natur. T. 19, p. 73. 1812.

(83) **Lesueur,** Mémoire sur quelques nouvelles espèces d'animaux mollusques et radiaires recueillis dans la Méditerranée près de Nice. Nouv. Bull. d. Scienc. p. l. Société Philom. T. 3, p. 281, Taf. 5, Fig. 2. Paris, Juin 1813.

(84) **Everard Home,** Lectures on comparative anatomy. Vol. I, p. 369, Vol. II, Taf. 71—73. London 1814.

(85) **Lamarck,** Suite des Polypiers empatés. Mém. d. Mus. d'hist. natur. T. I, p. 334 u. folg. Paris 1815.

(86) **Cuvier,** Mémoire sur les Ascidies et sur leur Anatomie. Mém. d. Mus. d'hist. natur. T. II. 1815. Später nochmals abgedruckt in Mém. pour servir à l'hist. d. Mollusques 1817. — Ein Auszug dieser Arbeit von Desmarest findet sich unter gleichem Titel in Bull. d. Scienc. p. l. Société Philom. d. Paris 1815, p. 10.

(87) **Lesueur,** Mémoire sur l'organisation des Pyrosomes, et sur la place qu'ils semblent devoir occuper dans une classification naturelle. Bull. d. Scienc. de la Société Philom. Paris 1815, p. 70, Taf. I, Fig. 1—15.

(88) **Desmarest et Lesueur,** Note sur le Botrylle étoilé. Bull. d. Sc. d. l. Soc. Philom. 1815, p. 74, Taf I.

(89) **Lamarck,** Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Paris 1815—18. Vol. I, p. 381. Vol. III, 1816, p. 80 u. fg.

(90) **Savigny,** Mémoires sur les animaux sans vertèbres. II. Part. I. Fasc. Paris 1816.
I. Mém. Observations sur les Alcyons gélatineux à six tentacules simples. Lues à l'Institut, le 6 février 1815.
II. Mém. Observations sur les Alcyons à deux oscules apparens, sur les Botrylles et sur les Pyrosomes. Lues le 1er mai 1815.
III. Mém. Observations sur les Ascidies proprement dites. 1816.

(91) **Blainville,** Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. Bull. d. Scienc. d. l. Soc. Philom. 1816, p. 113.

(92) **C. G. Carus,** Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Seescheiden (Ascidiae). Deutsches Archiv f. Physiologie, Bd. II, 1816, p. 569.

(93) **Cuvier,** Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. T. II. Paris 1817. 3. Ausgabe. 1836—1846.

(94) **Ad. Chamisso,** De animalibus quibusdam e classe vermium Linneana in circumnavigatione terrae auspicante comite N. Romanzoff duce Ottone de Kotzebue annis 1815—1818 peracta observatis. Fascic. I. De Salpa. Berlin 1819.

(95) **Lamouroux,** Exposition méthodique des genres de l'ordre des Polypiers Paris 1821.

(96) **Ad. Chamisso et Car. Eysenhardt,** De animalibus quibusdam e classe vermium. Fasc. II. reliquos vermes continens. Verhandlungen d. Kais. Leopold-Carol. Acad. d. Naturf. Bd. II (Nova Acta, Bd. 10), Pars II, p. 362, Taf. 31, Fig. 4. Bonn 1821.

(97) **C. G. Carus,** Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues und der Entwickelungsgeschichte der Ascidien. Ibid., p. 425, Taf. 36, 37.

(98) **A. W. Otto,** Beschreibung einiger neuen Mollusken und Zoophyten. Nova Acta Acad. Leopold-Carol. Bd. XI, Pars II. 1823, p. 249.

(99) **Quoy et Gaimard** in **Freycinet,** Voyage autour du monde, fait par ordre du roi sur les corvettes l'Uranie et la Physicienne, pendant les années 1817—1820. Zoologie. Paris 1824.

(100) **Eschscholtz**, Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter und Paul. Isis von Oken 1825, p. 736 und 738.
(101) **Blainville**, Manuel de Malacologie et de Conchyliologie. Paris 1825.
(102) **Latreille**, Familles naturelles du règne animal. Paris 1825.
(103) **Blainville**, Artikel „Salpa“ in Dictionnaire des Sciences naturelles. T. 47, p. 94. 1827.
(104) —— Zoophytes. Dictionnaire des Sciences naturelles. Bd. 60. 1830.
(105) **Lesson** in **Duperrey**, Voyage autour du monde sur la corvette La Coquille pendant 1822—25. Zoologie. T. II. Pars I. Paris 1830. Atlas, Taf. 4—6.
(106) **Mertens**, Beschreibung der Oikopleura, einer neuen Molluskengattung. Mém. de l'Acad. imp. d. Sciences de St. Pétersbourg. 6. Sér. T. I. 1831, p. 205. Hiervon Auszug in Oken's Isis 1836, p. 300.
(107) **Tilesius**, Beiträge zur Naturgeschichte der Medusen. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. Bd. 15, Pars II, p. 252. 1831.
(108) **Meyen**, Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde. I. Abhdl. Ueber die Salpen. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. T. 16. Pars I, p. 363. 1832.
(109) **Quoy et Gaimard** in **Dumont d'Urville**, Voyage de la corvette l'Astrolabe pendant les années 1826—1829. Zoologie. Bd. III, 1834; Bd. IV, 1833. Atlas Taf. 26, Fig. 4—7. Taf. 86—92.
(110) **M. Sars**, Ueber die Entwickelung der Medusa aurita und der Cyanea capillata. Arch. f. Naturgesch. Vol. 7, Bd. I. 1841.
(111) **Steenstrup**, Ueber den Generationswechsel, oder die Fortpflanzung und Entwickelung durch abweichende Generationen, eine eigenthümliche Form der Brutpflege in den niederen Thierclassen. Deutsch von Lorenzen. 1842.
(112) **Eschricht**, Anatomisk-physiologiske Undersögelser over Salperne. Schriften der Königl. Dänisch. Gesellsch. d. Wissensch. naturh. u. math. Abtheil. VIII. 1841, p. 299. Deutscher Auszug in Isis von Oken. 1842, p. 467.
(112a) **Milne Edwards**, Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. Mém. de l'Acad. d. Sciences de l'institut de France. Bd. 18. 1842.
(113) **P. J. Van Beneden**, Recherches sur les Bryozoaires. Nouv. Mém. de l'Acad. Bruxelles. T. 18 und 19. 1845.
(113a) —— Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Bruxelles 1846. Mém. Acad. roy. de Belgique. T. 20.
(114) **M. Sars**, Fauna littoralis Norvegiae. I. Heft. VII. Beobachtungen über die Organisation und Entwickelung der Salpen, p. 63. 1846.
(115) **Joh. Müller**, Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. Müller's Arch. f. Anat. Physiologie u. wissensch. Medicin. 1846, p. 101; 1847, p. 158.
(116) **Krohn**, Observations sur la génération et le developpement des Biphores (Salpa). Annales d. Scienc. naturell. III. Sér. Zoolog. T. VI. 1846.
(117) **Leuckart**, Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Ein Beitrag zur Charakteristik und Classification der thierischen Formen. 1848.
(118) —— Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitstheilung in der Natur. Ein Beitrag zur Lehre vom Generationswechsel. 1851.
(118a) **W. Busch**, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. Berlin 1851.
(119) **Th. Huxley**, XXIV. Observations upon the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma. XXV. Remarks upon Appendicularia and Doliolum, two genera of the Tunicata. Philosoph. Transact. 1851, p. 567.
(120) **C. Vogt**, Bilder aus dem Thierleben. 1852, p. 26.
(121) **Krohn**, Ueber die Gattung Doliolum und ihre Arten. Archiv f. Naturgesch. 1852, p. 53.
(122) **H. Müller**, Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. IV. Mollusken. Zeitsch. f. wiss. Zoolog. Bd. 4, p. 329. 1853, u. in Verhandl. d. Würzburg. Gesellsch. für Natur- u. Heilkunde. 1852. T. III, p. 57.

(123) **V. Carus,** System der thierischen Morphologie. Leipzig 1853.
(124) **R. Leuckart,** Zeugung, in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. 4, p. 978. 1853.
(125) —— Zoologische Untersuchungen. 2. Heft. Salpen und Verwandte. 1854.
(126) **Gegenbaur,** Ueber die Entwicklung von Doliolum, der Scheibenquallen und von Sagitta. Briefliche Mittheilung an A. Kölliker. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 5, p. 13. 1854.
(127) **C. Vogt,** Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. Second Mém. Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice. Mém. de l'Institut Genevois T. II. 1854.
(128) **J. B. Meyer,** Aristoteles Thierkunde. Ein Beitrag zur Geschichte der Zoologie, Physiologie und alten Philosophie. Berlin 1855.
(129) **Gegenbaur,** Ueber den Entwicklungscyclus von Doliolum, nebst Bemerkungen über die Larven dieser Thiere. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 7, p. 283. 1856.
(130) **J. Müller,** Geschichtliche und kritische Bemerkungen über Zoophyten und Strahlthiere. Arch. f. Anat. Physiol. u. wissensch. Medic. 1858.
(131) **Keferstein und Ehlers,** Zoologische Beiträge. Leipzig 1861.
(132) **Bronn,** Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III. I. 1862.
(132a) **Haeckel,** Generelle Morphologie der Organismen. Bd. II. 1866.
(132b) **Kowalevsky,** Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7) T. X. 1866.
(132c) —— Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. VII. 1871.
(133) **H. Fol,** Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. de la Societ de Phys. et d'hist. nat. de Genève. T. XXI, 2. 1872.
(133a) **V. Carus,** Geschichte der Zoologie bis auf Joh. Müller und Charl. Darwin. München 1872.
(134) **C. Claus,** Grundzüge der Zoologie. 2. Aufl. 1872. 4. Aufl. Bd. II. 1882.
(134a) **Heller,** Untersuchungen über die Tunicaten des adriatischen Meeres. Denkschrft. d. k. Acad. d. Wissensch. Wien. 1874, 75, 77.
(135) **R. Leuckart,** Die Zoophyten. Ein Beitrag zur Geschichte der Zoologie. Arch. f. Naturgesch. 1875. Bd. I.
(136) **Fol,** Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. Morpholog. Jahrbuch. Bd. I. 1876.
(137) **Moseley,** On two new Forms Deep-Sea Ascidians. Transactions of Linnean Society. Sér. II. Vol. I. London 1876.
(138) **Gegenbaur,** Grundriss der vergleichenden Anatomie. 1878.
(138a) **Balfour,** Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. 1881.
(139) **Grobben,** Doliolum und sein Generationswechsel. Arbeiten aus dem zoolog. Institut der Universität Wien. T. IV. 1882.
(140) Report on the scientific resultats of the voyage of Challenger.
Herdman, Report on the Tunicata. Part I. Ascidiae simplices. Vol. 6. 1882. Part. II. Ascidiae compositae. Vol. 14. 1886. Part. III. Vol. 27. 1888.
(141) **Leunis-Ludwig,** Synopsis der Thierkunde. Bd. I. 1883.
(142) **Uljanin,** Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. X. Monographie. 1884.
(143) **Seeliger,** Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. Jenaische Zeitsch. f. Naturwiss. Bd. 18. 1884/85.
(144) **C. Chun,** Coelenterata, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 1889—1892.
(145) **Lahille,** Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890.
(146) **Herdman,** A revised classification of the Tunicata, with definitions of the orders, suborders, families, subfamilies, and genera, and analytical keys to the species. Journal of the Linnean Society. Vol. 23. 1891.
(147) **Korotneff,** La Dolchinia mirabilis. Mittheilungen der zoolog. Station Neapel. Bd. X. 1891.
(148) **E. Haeckel,** Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1891.

Zweiter Abschnitt.

Erste Klasse:

Die Appendicularien, Copelata.

I. Allgemeine Körperbeschaffenheit.

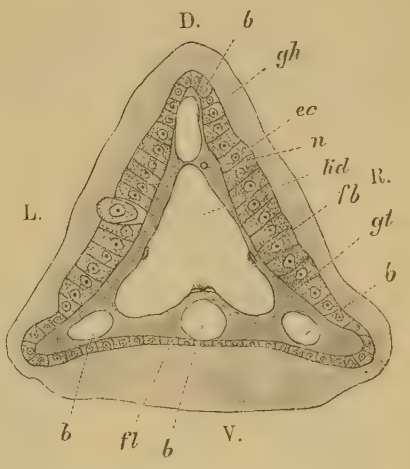
1. Der Bau.

Der Körper der Appendicularien besteht aus zwei scharf gesonderten Abschnitten. Der vordere, der als Rumpf zu bezeichnen ist, enthält die wichtigsten Organe und entspricht dem Gesammtleib aller übrigen ausgebildeten Tunicaten. Der hintere Abschnitt ist der Ruderschwanz, dessen Homologon in den anderen Klassen nur bei bestimmten Larvenformen auftritt, im ausgebildeten Zustande aber fehlt. Namentlich sind es die Ascidienlarven, welche eine so hohe Uebereinstimmung mit den Appendicularien bekunden, dass diese letzteren früher allgemein als jugendliche Ascidien betrachtet wurden. (Vgl. oben p. 64—66.) Im Hinblick auf diese Aehnlichkeiten hat Herdman bereits im Jahre 1882 (Nr. 23) die Gruppe der Appendicularien als „Larvacea“ bezeichnet und führt sie noch in seinem neuesten System (vgl. oben p. 77) unter diesem Namen als die dritte Ordnung der Tunicaten auf. Auf das Vorhandensein des Ruderschwanzes, dessen Axe von der Chorda gebildet wird, bei den ausgebildeten Appendicularien deutete auch die von Balfour (Handbuch der vergleichenden Embryologie, Bd. II, 1881) eingeführte Bezeichnung „Perennichordata“ hin und ebenso der Name „Copelata“, welchen, soviel ich sehe, zuerst Haeckel in seiner „Generellen Morphologie“ gebraucht hat (vgl. oben p. 70).

Sowohl Rumpf als auch Schwanz sind bilateral symmetrisch gebaut. Im Rumpfe sind Bauch- und Rückenseite sehr verschieden, nicht blos bezüglich der Lagerung der inneren Organe, sondern auch in der äusseren Form. Stets erscheint die Bauchseite mehr oder minder stark abgeflacht, der Rücken dagegen stärker convex gekrümmt. Bei den Oikopleuren zeigt der Durchschnitt die Gestalt eines Dreiecks (vgl. Holzschnitt Fig. 1), dessen Basis die Bauchfläche, dessen Spitze die Mitte des Rückens bildet. Im Ruderschwanz dagegen sind Bauch und Rücken äusserlich ganz gleich, und es bedarf erst der näheren mikroskopischen Untersuchung, um vornehmlich durch die Lage des Nervenstranges die Rückenseite bestimmen zu können.

Der Ruderschwanz inserirt sich bei allen Appendicularien an der Bauchseite des hinteren Rumpfabschnittes. Manchmal liegt die Anheftungsstelle der Mitte ziemlich nahe, bei den meisten Formen befindet sie sich aber im hintersten Drittel des Rumpfes. Charakteristisch ist eine Drehung um 90°, die der Schwanz erfährt. Ueberall erfolgt sie in dem Sinne, dass die Rückenseite nach links (in Bezug auf den Rumpf), die ventrale nach rechts gerichtet erscheint. (Vgl. Fig. 1, Taf. IV.) Die durch den Rumpf gelegte Medianebene scheidet also im Schwanze Bauch und Rücken. Aeusserlich macht sich allerdings infolge der oben angedeuteten Beschaffenheit des Ruderorgans diese Störung des bilateralen Baues gar nicht bemerklich.

Fig. 1.



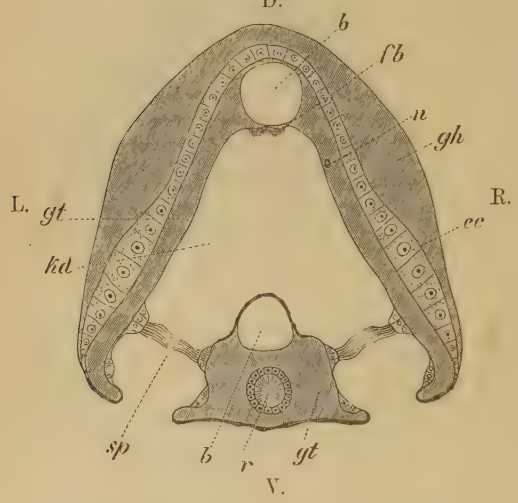
Querschnitt durch den vorderen Rumpftheil einer *Oikopleura cophocerca*, $^{52}/_{1}$. *b* Blutbahnen; *ec* Ektoderm; *fb* Flimmerbogen; *fl* Flimmerband; *gh* Anlage des Gehäuses; *gt* Gallerte; *kd* Kiemendarm; *n* Nervenstamm. D. dorsal; L links; R. rechts; V. ventral.

Die Hauptaxen der beiden Körperabschnitte bilden mit einander während der Bewegungen des Thieres sehr verschieden grosse Winkel. Meist legt sich der Vorderkörper dem Schwanze dicht an, und die Axen laufen parallel oder bilden einen äusserst spitzen, nur wenige Grade messenden Winkel. Das Hinterende des Rumpfes ragt dann frei über das Vorderende des Schwanzes hervor und ist, wenn in dieser Lage das Thier sich vorwärts bewegt, nach vorn gerichtet. Die linke Seite des vorderen Ruderschwanzes liegt also der Bauchseite des Rumpfes an. Diese Stellung der beiden Körperabschnitte ist bei Oikopleuren in der Ruhe und im Tode die gewöhnliche und lässt sich auch beobachten, wenn nach intensiver Bewegung des Ruderorganes der Körper noch weiter fortgleitet. Während der Aktion des Schwanzes wird dagegen der Winkel grösser und erreicht 90° und darüber. Bei seitlicher Ansicht hat dann, wie schon den ersten Beobachtern aufgefallen ist, das Thier eine hammerförmige Gestalt; der Schwanz stellt den Stiel dar. In dieser Form trifft man aber auch häufig todte Fritillarien, und gar nicht selten erscheint der Rumpf vollständig umgeklappt mit frei hervorragendem Vorderende, während die Bauchseite seines Hinterendes der rechten Seite des Schwanzes aufliegt.

Das umfangreichste Organ des Rumpfes ist das Darmsystem, das sich in Kiemendarm und Verdauungstractus gliedert. Die Umwandlung des vorderen Darmabschnittes zu einem Respirationsorgan ist es vornehmlich, welche die Appendicularien als Tunicaten erweist. Sie erfolgt in

höchts einfacher Weise dadurch, dass zwei besondere Ausführungsgänge (Spiraculargänge) auftreten, welche den Kiemendarm direct mit der Aussenwelt in Verbindung setzen und den Ein- oder Abfluss des durch den Mund aus- oder eingetretenen Athemwassers ermöglichen. (Vgl. Holzschnitt Fig. 2.) Es lässt sich unschwer der Nachweis führen, dass von diesen oder doch sehr ähnlichen Verhältnissen der complicirtere Bau des Kiemendarmes der übrigen Tunicaten abgeleitet werden muss. Namentlich Fol und Seeliger haben diesen Standpunkt vertreten, und es ist gewiss zu billigen, wenn Lahille die Appendicularien als Ordnung der „Archipneusta“ bezeichnet. Weniger glücklich scheint freilich der von ihm als Klassenbezeichnung gewählte Name „Atremata“ zu sein, der eine fundamentale Verschiedenheit der inneren Spiracularöffnungen und der Kiemenspalten der übrigen Tunicaten voraussetzt (vgl. oben p. 75).

Fig. 2.



Querschnitt durch den Rumpf einer *Oikopleura cophocerca*, $^{52}/_{1}$. *sp* Spiraculum; *r* Rectum. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

An den Kiemendarm schliesst sich der Verdauungstractus, der sich wieder aus mehreren Abschnitten zusammensetzt und ventral durch den After direct nach aussen mündet. Dieses letztere Verhalten findet sich bei den anderen Tunicaten nicht mehr vor und beweist ebenfalls die ursprünglichere Stellung der Appendicularien nahe der Stammform des ganzen Stammes.

Auf der Dorsalseite des Rumpfes, über dem Kiemendarm liegt das Nervensystem, in Gehirnganglion und Nervenstrang gesondert. Die Flimmergrube und das Otolithenbläschen werden ontogenetisch vermuthlich aus derselben Embryonalanlage wie das Nervensystem hervorgehen. Da die Entwickelung der Appendicularien bisher noch vollständig unbekannt ist, lässt sich das nur aus den Thatsachen der Ascidien- und Salpenembryologie als wahrscheinlich erschliessen, ohne durch die directe Beobachtung festgestellt zu sein.

Ventral vom Darm befindet sich das Circulationsorgan, welches nur in wenigen Fällen *(Kowalevskia)* fehlt. Ein muskulöses inneres Herz und eine äussere, flache Pericardiallamelle sind zu unterscheiden.

Der Hinterabschnitt des Rumpfes wird durch die Geschlechtsorgane eingenommen. Die Appendicularien sind hermaphroditisch; nur vereinzelte Formen *(Oikopleura dioica)* sollen getrenntgeschlechtlich sein. —

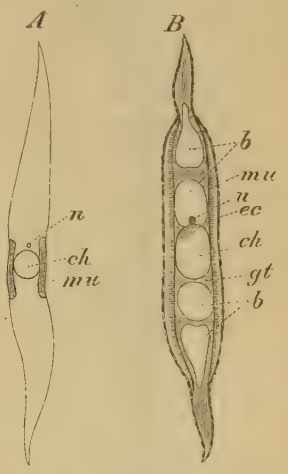
Der Ruderschwanz ist seitlich ausserordentlich stark comprimirt und übertrifft den Rumpf stets beträchtlich an Länge. Verhältnissmässig am kürzesten ist er bei den Fritillarien, etwa $1^1/_2$ mal so lang als der Rumpf; bei *Appendicularia sicula* übertrifft er diesen etwa $2^1/_2$ mal, bei den Oikopleuren um das 3—$4^1/_2$- und $5^1/_2$ fache, bei *Kowalevskia* ist er fast 8 mal so lang.

Infolge der seitlichen Zusammendrückung gilt die dorso-ventrale Axe als die „Breite" des Schwanzes, die laterale als die „Dicke". Diese letztere ist im Verhältniss zu den anderen Ausdehnungen ausnahmslos eine verschwindend kleine Grösse, über welche meist gar keine Angaben gemacht werden. Stets ist der Schwanz breiter als der Rumpf, nur an seinen Enden, und namentlich am hinteren, kann er bei manchen Formen so stark verjüngt sein, dass er schmäler wird als dieser. Die breiteste Stelle überragt nur ausnahmsweise die Lateralaxe des Rumpfes um mehr als das Doppelte.

Bei allen Formen übertrifft die Länge des Schwanzes um ein Mehrfaches seine Breite; bei den Fritillarien um das $2^1/_2$—$3^1/_2$ fache, bei den Oikopleuren um das $4^1/_2$—6 fache. Die zuletzt genannte Zahl gilt auch für die Kowalevskiaden. Der Schwanz besitzt also überall ruderförmige Gestalt und erscheint daher zur Erfüllung seiner Aufgabe als Locomotionsorgan besonders geeignet.

An der Aussenseite befindet sich das einschichtige flache Ektodermepithel, das in die äussere Hautschicht des Rumpfes übergeht und den Zusammenhang beider Körperabschnitte bedingt. Ausserdem erstreckt sich nur noch der Nervenfaserstrang vom Rumpfe aus in den Schwanz hinein, um dorsal von der Chorda (infolge der oben erwähnten Drehung also auf der linken Seite des Rumpfes) seine ganze Länge zu durchziehen. Nur das hinterste Ende bleibt von ihm frei. Ein continuirlicher zelliger Belag fehlt dem Nervenfaserstrang; nur an verschiedenen Stellen finden sich grössere oder kleinere Gruppen von Ganglienzellen vor. Sehr häufig liegen einzelne Ganglienzellen vollständig isolirt, meist aber zu 2—6 dicht nebeneinander, und im vorderen Schwanzabschnitt findet man überall ein umfangreicheres Ganglion, das sich aus sehr zahlreichen Zellen zusammensetzt. Die Zahl der Ganglien und ihre Vertheilung ist bei verschiedenen Arten sehr verschieden und unterliegt selbst bei verschiedenen Individuen einer Species ausserordentlich grossen Modificationen.

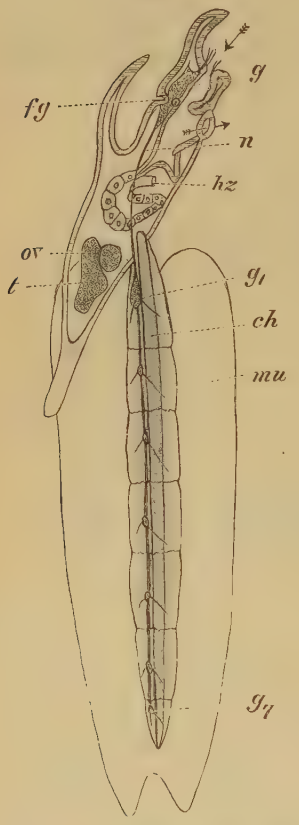
Fig. 3.



A Optischer Durchschnitt durch den Schwanz von *Fritillaria megachile*. (Nach Fol.) $^{75}/_1$.
B Querschnitt durch den Schwanz von *Oikopleura cophocerca*. - $^{38}/_1$ *b* Blutbahnen; *ch* Chorda; *ec* Ektoderm; *gt* Gallerte; *mu* Muskulatur; *n* Nervenstrang.

Auf den Ruderschwanz beschränkt sind die Chorda und die Muskulatur. Die erstere stellt ein homogenes stabförmiges Gebilde dar, das die Axe einnimmt und von einer zähen, membranartigen Scheide umschlossen wird. Ueber die Beschaffenheit des Inhalts sind die Angaben controvers.

Fig. 4.



Fritillaria furcata. (Nach Ray Lankester.) *ch* Chorda; *fg* Flimmergrube; *g* Gehirnganglion; g_1—g_7 die 7 Schwanzganglien; *hz* Herz; *mu* Muskulatur des Schwanzes in 7 „Segmente" zerfallen; *n* Nervenstrang; *ov* Ovarium; *t* Hoden.

Die Muskulatur besteht aus zwei Bändern, die sich fast durch die ganze Länge des Schwanzes hindurch erstrecken und zwischen sich die Chorda und das Nervensystem einschliessen. Nach Behandlung mit bestimmten Reagentien zerfällt ein jedes Muskelband in eine Reihe aufeinander folgender Theile. Meist lassen sich 10 solcher Abschnitte nachweisen (Fig. 4, Taf. IV). Ziemlich allgemein hat man dieselben als echte Muskelsegmente aufgefasst und mit den Myomeren oder Myocommatis des *Amphioxus* und der Vertebraten vollkommen homologisirt.

Die Auffassung, dass die Appendicularien sowie die Vertebraten segmentirte Thiere seien, wurde namentlich dadurch wesentlich gestützt, dass Ray Lankester (Nr. 39) in der *Fritillaria furcata* eine Form beschrieb, bei welcher die Zahl der Ganglien im Schwanze genau der der Muskelabschnitte entsprechen sollte. Ziemlich in der Mitte eines jeden „Muskelsegmentes" sollte das entsprechende Ganglion gelegen sein, welches mit einem Paar motorischer Nerven das Myomer versorge (vgl. Holzschnitt Fig. 4). Ganz neuerdings sind diese Angaben Ray Lankester's durch Seeliger (Nr. 52) als irrthümlich erwiesen worden. Die Muskelbänder bestehen bei *Fritillaria furcata* nicht aus 7, sondern aus 10 Abschnitten, und es sind nicht 7, sondern mindestens 8 Schwanzganglien vorhanden, welche sich auf jene unregelmässig vertheilen. Bei den grossen Oikopleuren steigt die Zahl der Ganglien bis weit über 30. Das vermeintliche Muskelsegment ist durch Seeliger auf jeder Seite als eine einzige riesige Muskelzelle erkannt worden, und das ganze Muskelband jeder Seite setzt sich also aus 10 hintereinander gelegenen, einzelnen Zellen zusammen. Die „Segmentgrenzen" sind lediglich die Grenzen zwischen zwei Zellen.

2. Die Farbe.

Vollkommen farblos und glashell durchsichtig sind nur wenige von den bisher lebend beobachteten Formen (z. B. *Oikopleura fusiformis*, *Fritillaria megachile*). Obwohl diese *Fritillaria* im Rumpf und Schwanz eine Länge von $2^1/_2$ und 4 mm erreicht, soll sie doch, wie Fol berichtet, infolge ihrer Durchsichtigkeit dem unbewaffneten Auge kaum erkennbar sein.

Weitaus die meisten bisher beschriebenen Färbungen haben ihren Grund in Pigmentkörperchen, die sich fast ausnahmslos in Alkohol und in den sonst gebräuchlichen Conservirungsflüssigkeiten auflösen oder doch so verändern, dass der ursprüngliche Farbenton verschwindet. Diese Pigmente sind vorwiegend in den Zellen verschiedener innerer Organe abgelagert, fehlen aber auch im Ektoderm nicht ganz. Wo die Appendicularien in ungeheuren Schwärmen erscheinen, erwecken sie den Eindruck, als ob das Meerwasser selbst gefärbt wäre. So berichten Quoy und Gaimard (Nr. 46, p. 306), dass ihre *Oikopleura bifurcata*, die sie in der Algoabucht fanden, das Meer rothbraun erglänzen liess, und sie glauben, dass die alten Berichte von blutfarbenem Meerwasser zum Theil durch das massenhafte Vorkommen von Appendicularien veranlasst worden seien.

Orange gefärbt erscheinen die ektodermalen Tastzellen und die Hautzellen an verschiedenen Stellen bei Fritillarien und Oikopleuren. Hauptsächlich aber ruhen die Pigmente im Darm und in den Geschlechtsorganen. Besonders gross sind die Pigmentkörper im Rectum von *Oikopleura rufescens*, wo jede Zelle einen violett-rothen Fleck zeigt (Fol). Sehr häufig erscheint der Darmkanal in blauen Farbentönen (*Oikopleura coerulescens, Oik. dioica*) oder gelb (*Oikopleura Chamissonis* Mertens). Besonders prächtig roth und gelb gefärbt ist er bei *Megalocercus abyssorum*, dessen Endostyl ebenfalls in orange leuchtet (Chun). Siennafarben ist der Magen der *Oikopleura rufescens*, während die Wandzellen der Geschlechtsorgane orangeroth erscheinen. Bemerkenswerth ist, dass die letztere Färbung jungen Individuen noch fehlt und erst dann auftritt, wenn die Zeit der Geschlechtsreife sich nähert.

Purpurrothe Pigmente beschreibt Hartmann (Nr. 22, p. 100) im Schwanze seiner *Oikopleura Malmii*. Es ist allerdings nicht sicher zu entnehmen, an welche Zellen dieselben gebunden sind, und ebenso scheint es mir sehr fraglich, ob dieselben in der That ein zartröthliches Gesammtaussehen hervorrufen können. Hartmann berichtet nämlich: „Die regelmässigen, vor und hinter den inneren Schwanzgebilden sich erstreckenden Längsanhäufungen eines diffusen purpurnen Pigments bedingen wohl das zartröthliche Gesammtcolorit des sich noch lebhaft bewegenden Thieres, wogegen das absterbende nur jene distincten Pigmentanhäufungen erkennen lässt."

Nicht immer betrifft die Färbung die Zellen selbst, sondern zuweilen deren Secrete und die Blutflüssigkeit. Bestimmte Pigmentkörperchen sind in diesen Fällen nicht nachgewiesen worden, vielmehr sollen die Farben

gleichartig homogen erscheinen und auf einer optischen Eigenschaft auch der kleinsten Theilchen der betreffenden Massen beruhen. Dies gilt von der purpurrothen Blutflüssigkeit, welche allerdings nicht alle, sondern nur einzelne Individuen der *Oikopleura dioica* nach Fol besitzen. Ebenso secerniren die beiden grossen Drüsen, die sich bei *Oikopleura cophocerca* im Vorderkörper, seitlich vom Munde befinden, eine klebrige Substanz, welche im auffallenden Lichte gleichmässig orangeroth gefärbt, im durchfallenden dagegen smaragdgrün erscheint (Fol). Die chemische Beschaffenheit des Secrets ist noch nicht geprüft; es erinnern aber diese auffallenden Erscheinungen der Fluorescenz, äusserlich wenigstens, an das bekannte Verhalten von Chlorophylllösungen. Die schleimigen Massen setzen sich an der Schale des Thieres in Form von Streifen ab; ist ein Gehäuse noch nicht gebildet, so bezeichnen farbige Flecke an den Wänden der Aquarien die Stellen, an welchen die Secrete abgestreift wurden.

Eine bestimmte Art Färbung wird durch Parasiten hervorgerufen. Es sind schon längst Individuen von *Oikopleura cophocerca* beschrieben worden, welche vor den anderen durch eine citronengelbe Farbe auffallen. Diese ist bedingt durch ungeheure Mengen gelblich-grüner, meist runder Körperchen, welche ungefähr 0,03 mm im Durchmesser messen und vorwiegend die Leibeshöhle erfüllen. Sie circuliren mit dem Blute und erleichtern die Beobachtung des Kreislaufs der sonst farblosen und zellenleeren Blutflüssigkeit. Neuerdings sind durch Chun auch bei *Megalocercus* parasitäre Zellen beobachtet worden. Die Natur dieser Fremdkörper ist bisher nicht festgestellt, doch dürfte es sich wohl um pflanzliche Parasiten handeln. —

Individuelle Variabilität der Färbung. Naturgemäss ist die durch Parasiten hervorgerufene Färbung nur auf bestimmte Individuen beschränkt, aber auch die an bestimmten Körpertheilen der Appendicularie selbst haftende Farbe zeigt so beträchtliche Verschiedenheiten, dass sie vielfach nicht mehr als ein constantes Artenmerkmal gelten kann. Es ist oben bereits angedeutet worden, dass bei *Oikopleura dioica* die Blutflüssigkeit hell oder roth sein kann und dass bei *Oikopleura rufescens* die Geschlechtsorgane der jungen Thiere farblos, der alten orangeroth sind. Besonders der „Magen" variirt in seiner Färbung; bei *Oikopleura spissa* ist er meist wasserhell, seltener blau, bei *Oik. dioica* bald tiefblau, bald violett. Bei *Fritillaria megachile* sind die ektodermalen Tastzellen bald vollkommen farblos, bald orange.

Interferenzerscheinungen. Eine besondere Art von Farbenerscheinungen ist nicht auf bestimmte Pigmente oder constante Färbungen zurückzuführen, sondern tritt an an und für sich farblosen Körpertheilen auf. Bereits Mertens schreibt, dass er sich an dem „in Regenbogenfarben spielenden Schwanze nicht satt sehen" konnte, und man kann sich leicht überzeugen, wie das sonst farblose Ruderorgan im Sonnenlicht in bunten Farben leuchtet. Die bestimmte optische Ursache dieses Verhaltens ist bisher nicht festgestellt, und vermuthlich wird eine genauere Unter-

suchung auf sehr verwickelte Verhältnisse stossen. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, dass nur eine einfache Brechung des Lichtes nach den Gesetzen der prismatischen Farbenzerstreuung erfolgt, sondern glaube, dass Interferenzerscheinungen vorliegen. Freilich ist es noch unbekannt, welches Organ des Schwanzes das Farbenbild hervorruft. Sollte es das Ektoderm sein, so wird sich wohl der Vorgang nach den Prinzipien erklären lassen, welche die Farben dünner Plättchen bestimmen; sind es aber die Muskelplatten, die sich aus quergestreiften Fibrillen mit doppelt und einfach lichtbrechenden Theilchen zusammensetzen, so werden wahrscheinlich die verwickelteren Processe der chromatischen Polarisation die Farbenerscheinungen bedingen.

3. Die Grösse.

Die Appendicularien sind durchweg sehr kleine Formen. Unter den übrigen Tunicaten bleiben im allgemeinen nur die Einzelthiere mancher Synascidien an Grösse hinter jenen zurück. Die grösste, bisher in nur wenigen Exemplaren bekannt gewordene Appendicularie ist der *Megalocercus abyssorum*, der eine Gesammtlänge von 30 mm erreicht, wovon 8 mm auf den Rumpf entfallen. (Vgl. Taf. I, Fig. 3.) Auch die von Mertens unter dem Namen *Oikopleura Chamissonis* beschriebene Form erreicht eine bedeutendere Grösse. Sind die Zeichnungen in getreuer Grösse wiedergegeben, so misst der Rumpf 5 mm, der Schwanz über 15 mm. Eine skandinavische *Oikopleura*, die Hartmann (Nr. 22) als *Oik. Malmii* bezeichnet hat, ohne allerdings sicher zu sein, ob sie eine neue Art darstelle, erreicht eine Gesammtlänge von 12—16 mm. Ihnen am nächsten kommen *Stegosoma*, *Oikopleura magna* und *Oik. cophocerca*, für deren Rumpf- und Schwanzlängen folgende Zahlen angegeben werden: 3 mm und 12 mm; 4 mm und 8—10 mm; 3 mm und 8 mm. Auch die *Kowalevskia tenuis* erreicht über 8 mm Länge, wovon allerdings nur 1,1 mm auf den Rumpf entfallen. Die meisten Formen sind 4—5 mm lang; einige bleiben freilich noch beträchtlich darunter, wie z. B. die *Appendicularia sicula*, deren Rumpf nur 0,42 mm, deren Schwanz 1,1 mm misst.

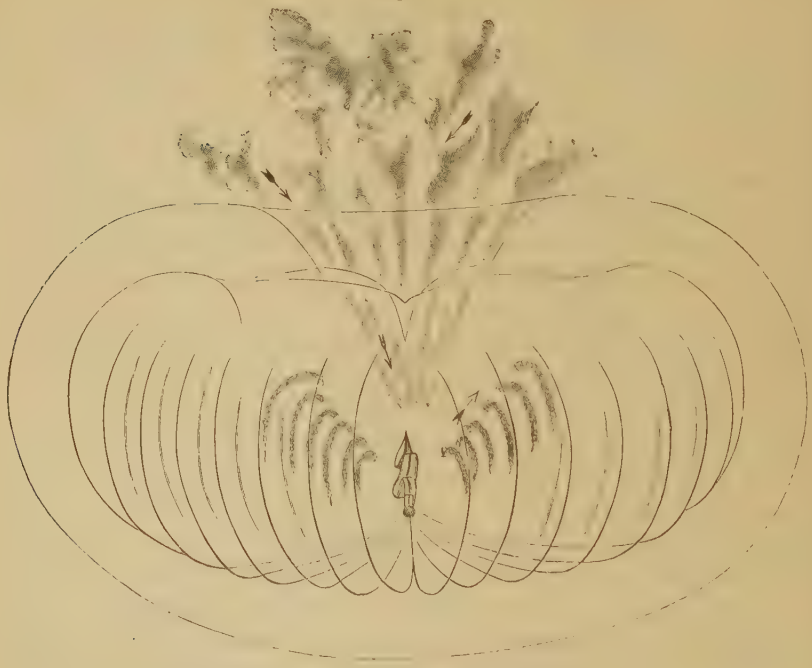
Bemerkenswerth ist das Vorkommen besonders grosser Individuen bei *Oikopleura cophocerca*. Fol fand solche „pathologisch veränderte" Formen, deren Ruderorgan zwar normal gestaltet, deren Rumpf aber aufgebläht und 5,5 mm lang war. Der Endostyl und das Gehirn hatten ihre normalen Dimensionen bewahrt; besondere Durchsichtigkeit zeichnete diese Thiere aus. Auch bei *Megalocercus* scheinen bedeutende Grössenschwankungen vorzukommen. Chun giebt nämlich für die drei von ihm aufgefundenen Exemplare die Längen von 18 mm, 22 mm und 30 mm an. Allerdings liess sich nicht feststellen, ob die kleineren Thiere vollständige Geschlechtsreife erlangt hatten.

II. Das Gehäuse.

Die erste und ausführliche Beschreibung des Baues und der Bildung des Gehäuses hat Mertens (Nr. 43) gegeben. Mehrfach hat er allerdings in der Deutung der einzelnen Theile geirrt, und es ist seine Auffassung, dass das Gebilde, welches er als „Haus" bezeichnete, das Respirationsorgan der Appendicularie darstelle und von zahlreichen Blutgefässen durchsetzt sei, freilich nicht mehr zutreffend; trotzdem aber bietet seine Darstellung viele treffliche Bemerkungen, die bis auf den heutigen Tag volle Giltigkeit bewahrt haben. Die späteren Beobachter Joh. Müller, Huxley, Leuckart und Gegenbaur haben das Gehäuse nicht wiedergefunden, und so schien es fast, als ob Mertens, trotz der reichen Details, die er anführt, irrthümlicherweise einen Fremdkörper für ein Organ der Appendicularie gehalten hätte, bis endlich im Jahre 1858 Allman (Nr. 1) das „Haus" bei einer anderen Form an der schottischen Küste nachwies und die wesentlichsten Irrthümer seines Vorgängers berichtigte (Nr. 2). Später hat namentlich Fol durch mustergiltige Beobachtungen unsere Kenntniss über das Appendicularienhaus bereichert.

Bau und Grösse. Am einfachsten ist das Gehäuse, wenn diese

Fig. 5.



Kowalevskia tenuis in der Schale. (Nach Fol.) $^3/_1$.

Bezeichnung hierfür überhaupt noch angewendet werden darf, bei den Fritillarien. Um den vorderen Körper wird hier eine zarte Schleimschicht abgesondert, welche niemals so umfangreich wird, dass sie das

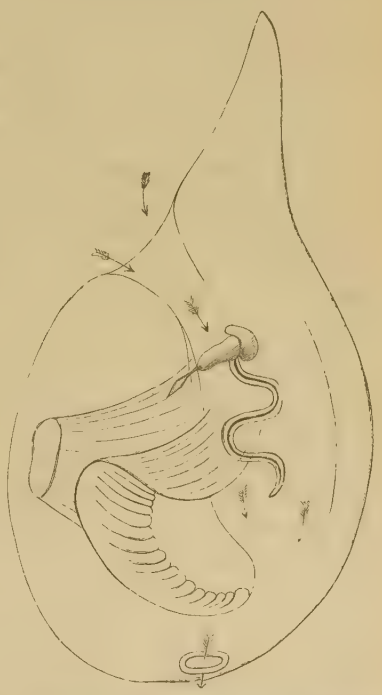
ganze Thier umhüllt. Nur wenn der Schwanz in Bewegung geräth, wird die Masse zu einer Blase aufgebläht, die an zwei gegenüber liegenden Stellen weite Oeffnungen zeigt. Der einen derselben liegt die Mundöffnung nahe, durch die andere fliesst das ausgetretene Athemwasser ab. Hört die Bewegung des Ruderorgans auf, so fällt die Blase wiederum zu einer dünnen Schleimmasse zusammen.

Das Gehäuse der *Kowalevskia tenuis* ist zwar ebenfalls äusserst wenig resistent, besitzt aber doch bereits eine ganz bestimmte Gestalt, die einem Rotationsellipsoid mit sehr verschieden langen Axen gleicht. Aussen ist es glatt; an einem Pole der kurzen Axe befindet sich eine weite Oeffnung, die in einen geräumigen inneren Hohlraum führt. In denselben springen 24—28 meridional verlaufende, rippenförmige Vorsprünge ein. Der Oeffnung gegenüber ruht am Grunde der Schale die Appendicularie. Ihr Rumpf ist mit dem Gehäuse leicht verwachsen, der Schwanz bleibt frei beweglich. Wie die Carminfütterungen lehren, tritt das Wasser in die Gehäusehöhle ein, wird in dieser durch die Schläge des Ruderschwanzes umhergetrieben und fliesst an einem Rande der Oeffnung wieder nach aussen ab. Das Gehäuse erreicht eine ausserordentliche Grösse; die beiden Axen messen bis 35 mm und 20 mm und übertreffen daher die Rumpflängen fast um das 35fache.

Sehr ähnlich geformt ist das Gehäuse der *Appendicularia sicula,* obwohl es bedeutend kleiner ist und seine Axen nur 2,6 mm und 1,5 mm messen. (Vgl. Fig. 2, Taf. I.) Die meridionalen Rippen der vorher beschriebenen Form fehlen zwar, dafür aber finden sich im inneren Hohlraum einige andere Falten.

Etwas complicirter ist das Gehäuse bei den meisten Oikopleuren gestaltet. Vielfach bleibt es allerdings so weich und schleimig, dass die geringste Berührung hinreicht, um es zu zerstören und dass Infusorien eindringen, in ihm lebendig bleiben und sich, wenn freilich auch nur langsam, umherbewegen können. Bei einigen grösseren Formen scheint es aber etwas resistenter zu sein. Die Aussenseite ist meist ziemlich klebrig, so dass Fremdkörper leicht festgeheftet bleiben. Die äussere Form variirt bei verschiedenen Arten recht auffallend, und auch individuelle Verschiedenheiten lassen sich feststellen. Der innere Hohlraum, der sehr verschieden gestaltet sein kann, steht meist durch drei Oeffnungen mit der Aussenwelt

Fig. 6.



Oikopleura cophocerca in der Schale von links gesehen. (Nach Fol.) $^6/_1$.

in Verbindung. Zwei befinden sich seitlich im vorderen Schalentheile und sind an der Aussenseite trichterförmig erweitert (in dem vorstehenden Holzschnitt Fig. 6 ist nur die linke Oeffnung zu sehen). Bei *Oikopleura cophocerca* liegen die beiden Oeffnungen mehr ventral, bei *O. dioica* dorsal. An ihrem Eingang befindet sich ein System rechtwinklig sich kreuzender Fibrillen, die wohl nur Verdickungen der sonst homogenen Gehäusemasse darstellen. Bereits Claparède (Nr. 9) hatte parallel verlaufende, wellenförmige Linien an der Innenseite des Gehäuses beschrieben, welche in regelmässigen Abständen Verdickungen zeigten. Da diese letzteren bei allen Linien in gleicher Höhe nebeneinander liegen, so „entstehen durch die Gesammtzahl derselben dickere Linien, die der Quere nach verlaufen". Fol's Darstellung, der ich oben gefolgt bin, weicht davon etwas ab. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass diese eigenthümliche Structur bestimmter Gehäusetheile von gewisser Seite verkannt wurde und zur Annahme besonderer Muskel Veranlassung gegeben hat. (Vgl. unten Kapitel VIII.) Die dritte Oeffnung liegt am Hinterende der Schale; während durch die beiden ersteren das Wasser einströmt, verlässt es durch die letztere das Gehäuse, nachdem es der Athmung des Thieres gedient und ihm Nahrung zugeführt hat.

Das Gehäuse der *Oikopleura cophocerca* misst in seinen beiden grössten Axen 17,5 mm und 8,5 mm. Beträchtlich grösser ist das von Mertens im Behringsmeer beobachtete der *O. Chamissonis*, das eine Länge von über 50 mm zu erreichen scheint.

Eine etwas abweichend geformte Schale hat neuerdings Swainson (Nr. 53) für eine nicht genau bestimmte Appendicularie beschrieben. Die äussere Gestalt des Gehäuses ähnelt einer Bischofsmütze. Moss (Nr. 44) bildet ein schmetterlingsähnliches, etwa 6 mm breites Gehäuse ab, das ganz besonders geeignet erscheint, mit seinen flügelförmigen Fortsätzen im Wasser in der Schwebe erhalten zu werden.

Für die beiden grössten Mittelmeerarten (*Megalocercus* und *Stegosoma*) ist das „Haus" bisher noch nicht bekannt geworden, doch vermuthet Chun (Nr. 8, p. 42) in eigenthümlich geformten, dickwandigen Gehäusen der *Phronima sedentaria* die Schale der ersteren Form.

Chemische Beschaffenheit. Die chemische Beschaffenheit des Gehäuses wurde bei den Oikopleuren von Fol untersucht, ohne dass allerdings die Zusammensetzung der Masse klar erkannt worden wäre. Cellulose enthält sie nicht, und Jodtinctur und Jod-Jodkaliumlösung auch nach Schwefelsäurezusatz bleiben auf sie ohne Einwirkung. Ueberosmiumsäure, Goldchlorid und Silbernitrat färben sie gar nicht, Carminlösungen nur sehr schwach. Im Alkohol, in vegetabilischen und animalischen Säuren behält das Gehäuse seine Durchsichtigkeit. Moss fügt hinzu, dass beim Verbrennen kein salpetriger Geruch bemerkbar sei. Die leeren, im Meere umhertreibenden Schalen zersetzen sich erst nach mehreren Tagen, obwohl die Form des Gehäuses sehr bald durch die leichtesten mechanischen Einwirkungen verändert wird.

Bildung des Gehäuses. Das Gehäuse wird von Ektodermzellen des Rumpfes ausgeschieden, und zwar sind es besonders umfangreiche Drüsenzellen, welche an bestimmten, für die verschiedenen Formen charakteristischen Stellen zu mehr oder minder umfangreichen Gruppen und Zonen angeordnet sind. Bei *Appendicularia sicula* ist diese verdickte Zone hufeisenförmig, und die beiden Schenkel erstrecken sich zu den Seiten des Kiemendarmes von hinten und vom Rücken aus ventral nach vorn zu. (Vgl. Fig. 1, Taf. I, *cc*.) Auch bei den Fritillarien ist die Drüsenregion hufeisenförmig, auf dem Rücken breiter, an den Seiten ventral zu immer schmäler, aber auf die nächste Umgebung der Mundöffnung beschränkt. Bei *Kowalevskia* beginnt die Bildung der Schale am Rücken, und die letztere dehnt sich dann in einer nicht näher untersuchten Weise über den Rumpf aus.

Bei den Oikopleuren erstreckt sich die Drüsenzone über den ganzen Vordertheil des Rumpfes und reicht auch an den Seiten dorsal ziemlich weit nach hinten. Zunächst wird eine homogene, durchsichtige Schleimschicht ausgeschieden, welche dem Ektoderm noch dicht und ziemlich fest anliegt. Sehr frühzeitig treten, wie es ja auch sonst bei Drüsensecretionen vorkommt, Zellen und Zellentheile in die abgesonderte Schleimschicht ein (Fig. 6, Taf. II), wo sie allmählich sich auflösen (Fig. 5, Taf. II), ohne, wie es bei den mesodermalen Mantelzellen der übrigen Tunicaten der Fall ist, sich lebensfähig erhalten zu können. (Seeliger, Nr. 51.) Ein complicirtes System von Streifungen und Falten zeichnet die junge Gehäuseanlage aus. Allmählich verdickt sich das Secret und übertrifft die Längen der Queraxen des Thieres selbst. Dann lockert sich der Zusammenhang zwischen der jungen Schale und dem Thiere infolge bestimmter Bewegungen des Schwanzes, und nach 1—2 weiteren Minuten (Fol) erlangt die erstere ihre bleibende Gestalt.

Die Bildung des Gehäuses vollzieht sich überaus schnell. Schon aus den Angaben von Mertens ging hervor, dass das grosse Gehäuse seiner *Oikopleura* in weniger als einer Stunde fertig gebildet war; so schnell vollzieht sich der Vorgang, dass er schreiben konnte: „und mit meinen Augen sehe ich dieselben (die Gehäuse) wachsen und alle die künstliche Ausbildung erhalten“ (Nr. 43, p. 209).

Bei der leisesten Berührung und wohl auch freiwillig verlassen die Thiere ihre Gehäuse. Das ist bereits Mertens aufgefallen, denn er berichtet: „Allein, so vorsichtig ich auch war, einige dieser merkwürdigen Thierchen in ihrer Hülle zu fangen, musste ich doch sehen, dass sie nach einigen starken Schlägen mit dem oben benannten schwanzartigen Organ ihr Haus verliessen, sobald sie in's Glas geschlüpft waren.“ Fol sah Oikopleuren nie länger als 3 Stunden in demselben Gehäuse ausharren, Moss sogar selten nur über 1 Stunde.

Das nackte Thier beginnt, wenn es lebenskräftig genug ist, sofort mit der Bildung eines neuen Gehäuses. Häufig ist damit sogar schon innerhalb des alten begonnen worden, und die Entfaltung des neuen Hauses

erfolgt dann bereits $^1/_4$ oder $^1/_2$ Stunde nach dem Verlassen des alten. Mertens sah ein jedes seiner Thiere im Laufe eines Tages 5—6 mal ein Gehäuse bauen, und Fol berichtet, dass eine lebenskräftige *Kowalevskia* alle zwei Stunden eine neue Schale bilden könne. Niemals wurde bisher beobachtet, dass eine Appendicularie ein verlassenes Gehäuse wieder bezogen hätte. Wie Mertens erwähnt, collabiren dieselben sehr bald zu einer formlosen schleimigen Masse. Eine vollständige Zersetzung tritt erst nach mehreren Tagen ein. (Vgl. oben p. 94.) Doch ist es sehr wohl möglich, dass die Gehäuse anderer Formen widerstandsfähiger sind und, wie oben erwähnt wurde, von Phronimiden eingenommen werden.

Function und Nutzen des Gehäuses. Wenn das Thier sich im Gehäuse bewegt und Wasser ein- und ausströmt, geräth auch das Haus selbst in deutliche Bewegungen, die, wie bereits Mertens erkannt hat, „in Contractionen und Dilatationen bestehen". Diese Erscheinungen erklären sich, solange wenigstens das Thier an einer kleinen Stelle noch mit der Innenseite des Gehäuses verbunden bleibt, bei der zarten Beschaffenheit der Schale in befriedigender Weise aus den Bewegungen des Ruderorgans und aus dem wechselnden Druck, den das circulirende, ein- und ausströmende Wasser während der Action des Schwanzes ausübt. Es ist gar nicht nothwendig, dass besondere Muskeln vorhanden sein müssen, welche das Thier dem Gehäuse verbinden und die Bewegungen des letzteren reguliren. Zwar ist ein solches Muskelpaar von Eisen für seine *Vexillaria speciosa* beschrieben worden (vgl. unten Kapitel VIII), doch scheint mir ein Irrthum nicht ausgeschlossen zu sein.

Das durch die Schwanzbewegungen aus dem Gehäuse hinausgetriebene Wasser bewirkt durch Rückstoss eine langsame Bewegung des Organismus in entgegengesetzter Richtung. Es ist selbstverständlich, dass bei dem gleichen Kraftaufwand des Ruderorganes die Vorwärtsbewegung des nackten Thieres eine viel behendere und raschere ist. Besonders auffallend macht sich der Unterschied bei *Fritillaria* bemerklich, die in ihrem Gehäuse selbst bei intensiver Thätigkeit des Schwanzes kaum merklich ihren Ort verändert, während sie ohne dasselbe sich mit grosser Geschwindigkeit umhertummelt (Fol). Das geringe specifische Gewicht und die verhältnissmässig grosse Oberfläche erhalten freilich die Schale mit dem Thiere im Wasser schwebend, die Ortsveränderung aber wird durch das Gehäuse erschwert. Daher wird auch dieses dann freiwillig vom Thiere verlassen, wenn es eine andere Stelle aufsucht. Der Nutzen der Schale für das Thier kann also in dieser Beziehung nur darin liegen, dass es diesem erleichtert wird, auch ohne Thätigkeit seines Bewegungsorganes in Ruhe im Wasser schwebend zu bleiben.

Von viel grösserer Bedeutung ist aber das Gehäuse als Schutzorgan. Da es überaus leicht bei der geringsten Störung von dem Thiere verlassen werden kann, geschieht dies auch dann, wenn es von einem Feinde angegriffen wird. Diesem bleibt aber nur die Schale als Beute, und die Appendicularie schwimmt meist unverletzt davon. Natürlich sichert das Gehäuse

Tafelerklärung.

Für alle Abbildungen, die sich auf Appendicularien beziehen, gelten folgende Buchstaben und Bezeichnungen:

a After.
b Blutbahnen.
c Cuticula.
ch Chorda.
chk Chordakern.
e Endostyl.
ec Ektodermale Leibeswand.
ec_1 Verdicktes Ektoderm, von welchem die Gehäusebildung ausgeht.
fb Flimmerbogen.
fg Flimmergrube (Geruchsgrube, Hypophysis).
fl Ventrale Flimmerbänder.
g Gehirnganglion.
$g_1 g_2$ .... Die Schwanzganglien.
gh Gehäuse oder Schale.
gh_1 Höhlung des Gehäuses.
gl Drüsen.
gt Gallerte, die primäre Leibeshöhle erfüllend.
gz Ganglienzellen.
h Leber. (Nach Chun's Bezeichnung, von älteren Autoren Magen genannt.)
hz Herz und Pericardium.
i Intestinum.
kd Kiemendarm.
l Mundlippen.
lh Primäre Leibeshöhle.
m Magen.
mk Muskelzellkerne.
mu Muskulatur.
mz Mesenchymzellen.
n Hauptnervenstamm.
n_1 Kiemennerv.
n_2 Nerv des Mundrandes.
o Mund.
oe Oesophagus.
ot Otolithenbläschen.
ov Ovarium.
p Pylorus.
r Rectum.
sp Spiraculum
spg Spiraculargang oder Spiracularhöhle = Atrialkanal Huxley's.
s Sinneszellen.
t Hoden.

Bezeichnungen, die bei einzelnen Figuren besonders angeführt sind, gelten nur für diese. Neben mehreren Abbildungen, die unter Vergrösserungen gezeichnet wurden, sind die natürlichen Grössenverhältnisse des Rumpfes und Schwanzes schematisch eingetragen.

Die Abbildungen, bei welchen kein Autorname angegeben ist, sind Originale.

Erklärung von Tafel I.

Appendicularien.

Fig.

1. Rumpf von *Appendicularia sicula* von links gesehen. (Nach Fol.) $\frac{200}{1}$, etwas verkleinert.
2. *Appendicularia sicula*, Thier mit seinem Gehäuse. (Nach Fol.) $\frac{8}{1}$.
3. *Megalocercus abyssorum* in natürlicher Grösse vom Rücken aus gesehen. (Nach Chun.)
4. Rumpf des Thieres von rechts gesehen. (Chun.) $\frac{8 \cdot 5}{1}$.
5. Der vordere Rumpfabschnitt desselben Thieres stärker vergrössert. $\frac{24}{1}$.
6. *Oikopleura cophocerca*, Thier mit Gehäuse. (Nach Fol.) Ungefähr $\frac{2}{1}$.
7. *Oikopleura dioica*, Rumpf von links gesehen. (Nach Fol.) Noch nicht ganz entwickeltes weibliches Thier. $\frac{75}{1}$.
8. Rumpf von *Stegosoma pellucidum* von links gesehen. (Nach Chun.) $\frac{18}{1}$.
9. Vorderes Körperende stärker vergrössert. (Chun.) $\frac{38}{1}$.

Fig.1.

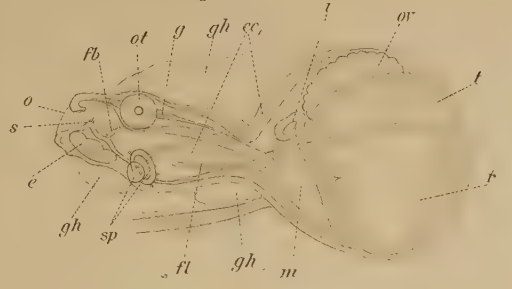


Fig.2.

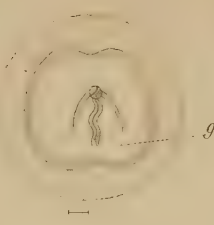


Fig.3.

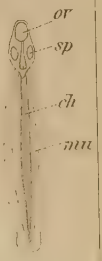


Fig.4.

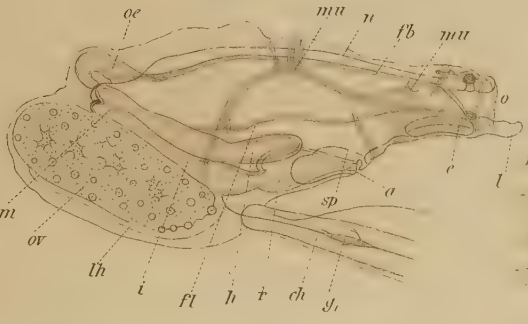


Fig.5.

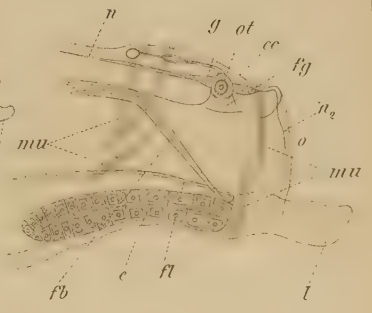


Fig.6.

Fig.8.

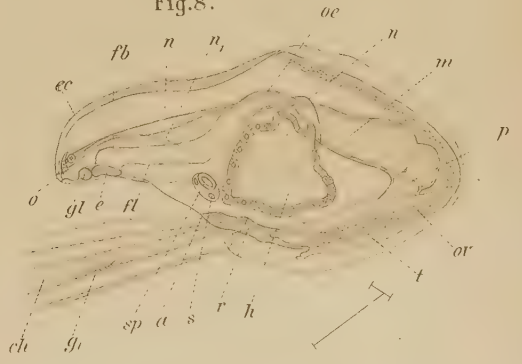


Fig.7.

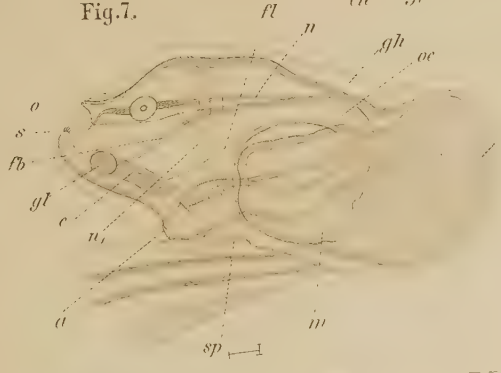
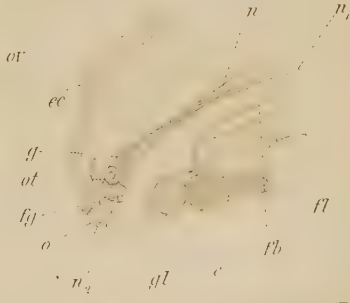


Fig.9.



Erklärung von Tafel II.

Appendicularien.

Fig.

1. *Fritillaria furcata* vom Rücken gesehen. (Nach Fol.) $\frac{20}{1}$.
2 A. Rumpf von *Kowalevskia tenuis* (noch nicht ganz ausgewachsenes Thier) von rechts gesehen. (Nach Fol.) $\frac{64}{1}$.
B. Stück aus dem Kiemendarm desselben Thieres stärker vergrössert. $\frac{150}{1}$.
3. *Kowalevskia tenuis* ventral gesehen. (Nach Fol.) $\frac{15}{1}$.
4. Region des Ganglions und der Flimmergrube von *Fritillaria furcata.* (Nach Fol.) $\frac{95}{1}$.
5. Schnitt durch die Leibeswand einer ausgebildeten *Oikopleura cophocerca.* In der äusseren Schleimschicht des in Bildung begriffenen Gehäuses sind einige ausgewanderte, in Auflösung begriffene Ektodermzellen zu sehen. (Nach Seeliger.) $\frac{230}{1}$.
6. Querschnitt durch das Hautepithel einer ganz jungen *Oikopleura cophocerca.* In die dünne Schicht des Gehäuses tritt eine Ektodermzelle ein. (Nach Seeliger.) $\frac{355}{1}$.
7. Ektodermzellen aus der hinteren Schwanzregion (über dem Ende des Muskelbandes gelegen) von *Oikopleura cophocerca.* $\frac{230}{1}$.
8 A. Ektodermzellen aus dem Schwanze eines jungen Thieres (*Oikopleura cophocerca?*) $\frac{230}{1}$. Darunter B. Zwei Kerne derselben bei stärkerer Vergrösserung. $\frac{540}{1}$.
9. Strahlförmiges Muskelfaserbüschel von *Vexillaria speciosa.* (Nach Eisen.)
* Befestigungsstelle am Mantel; ** Enden in der Leibeshöhle nahe dem Oesophagus.

Fig.1.

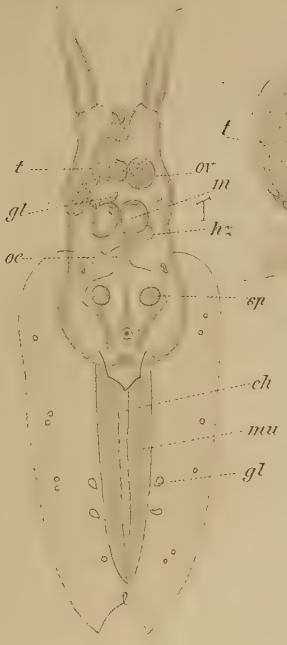
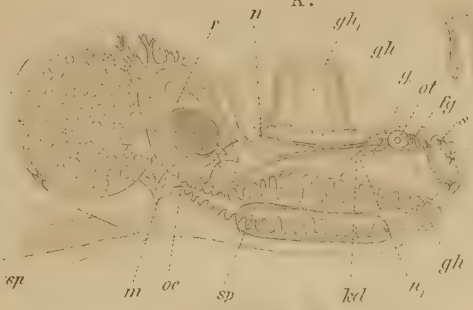


Fig.2.

A.



B.

Fig.5.

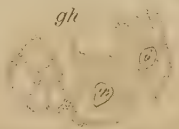


Fig.3.

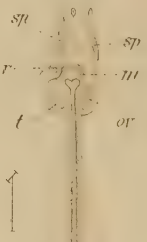


Fig.6.

Fig.4.

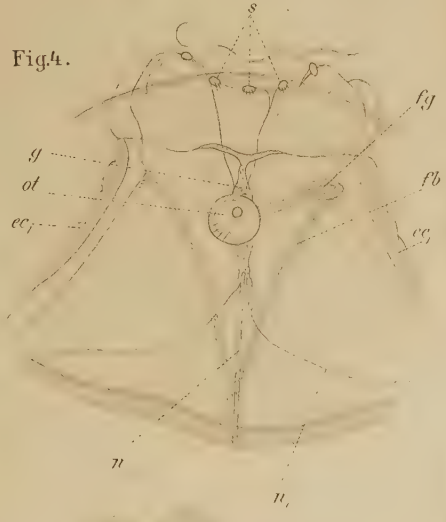


Fig.7.

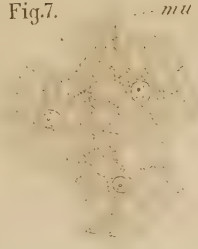


Fig.8.

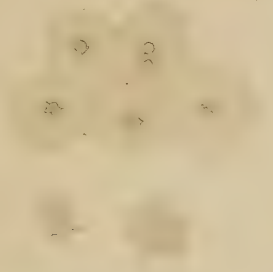
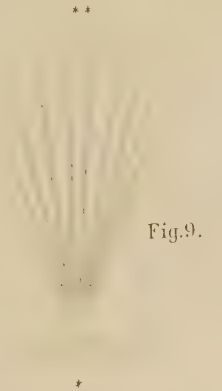


Fig.9.



Lith Anst. Julius Klinkhardt

Erklärung von Tafel III.

Appendicularien.

Fig.

1. Ektoderm aus der vorderen Randpartie des Ruderschwanzes von *Fritillaria urticans.* (Nach Fol.) $\frac{1}{1}\frac{9}{0}\frac{0}{0}$.
   nz = Ektodermale Nesselzellen. *st* = Ektodermale sternförmige Zellen.
2. Ektodermzelle aus der Mitte des Schwanzes von *Oikopleura cophocerca.* $\frac{4}{1}\frac{0}{0}\frac{0}{0}$.
3. Längsschnitt durch eine ähnliche Ektodermzelle. $\frac{4}{1}\frac{0}{0}\frac{0}{0}$.
   k = Kern der Zelle *pl* = Plasma der Zelle.
4. Vorderster Abschnitt des caudalen Nervenstrangs mit dem grossen ersten Schwanzganglion von *Oikopleura velifera.* (Aus einem lateralen Längsschnitt.) $\frac{5}{1}\frac{0}{0}\frac{0}{0}$.
5. Vorderster Abschnitt des caudalen Nervenstrangs und erstes Schwanzganglion von *Oikopleura cophocerca.* $\frac{1}{1}\frac{4}{0}\frac{5}{0}$.
6. Caudalnerv mit 4 (2 Paar) motorischen Nerven und deren Endigungen am Muskel von *Oikopleura cophocerca.* (Nach Fol.)
7. Zweizelliges Ganglion des Schwanznervenstranges mit motorischen Nerven von *Oikopleura cophocerca.* $\frac{2}{1}\frac{3}{0}\frac{0}{0}$.
8. Das zweite Caudalganglion von *Fritillaria furcata* im lateralen Längsschnitt getroffen. $\frac{1}{1}\frac{5}{0}\frac{0}{0}\frac{0}{0}$.
9. Das siebente Caudalganglion desselben Thieres. $\frac{1}{1}\frac{5}{0}\frac{0}{0}\frac{0}{0}$.
10. Ektodermzelle des Schwanzes mit hinzutretendem Nervenästchen von *Oikopleura velifera.* $\frac{1}{1}\frac{5}{0}\frac{0}{0}\frac{0}{0}$.
    n = Nervenästchen.
11. Ektodermales Hautsinnesorgan im Schwanze von *Oikopleura velifera.* (Nach Langerhans).

Fig.1.

Fig.2.

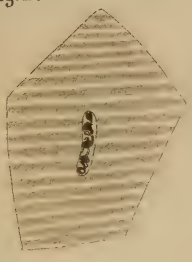


Fig.3.

Fig.4.

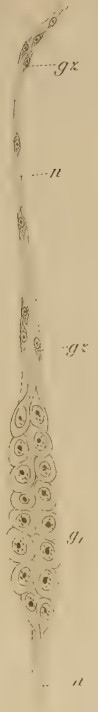


Fig.5.

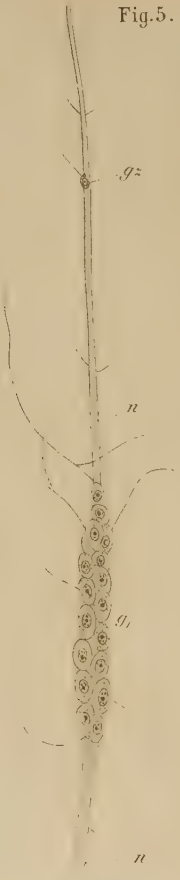


Fig.6.

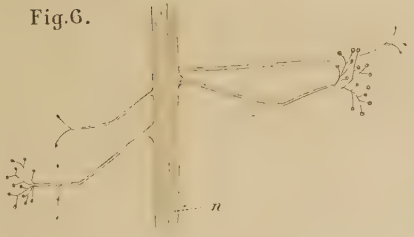


Fig.10.

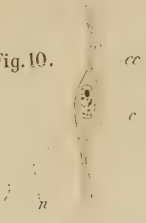


Fig.9.

Fig.7.

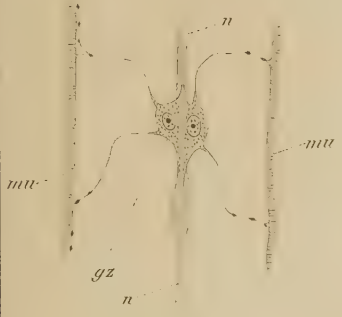


Fig.8.

Fig.11.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig

Erklärung von Tafel IV.

Appendicularien.

Fig.

1. Querschnitt durch Rumpf und Schwanz einer *Oikopleura cophocerca*. $\frac{3}{1}^{0}$.
   n_1 = Nervenästchen, die zur Haut führen.
2. Schnitt durch die Flimmergrube und den Vordertheil des Rumpfganglions von *Oikopleura cophocerca*. $\frac{230}{1}$.
   nv = Nervenästchen vom Gehirn ausgehend.
3. Spiraculum und Spiraculargang einer jungen *Oikopleura cophocerca* $\frac{145}{1}$.
4. Mittelzone des Ruderschwanzes von *Fritillaria furcata*. $\frac{95}{1}$.
   d = Hautdrüsen.
   I—X bezeichnen die 10 Muskelzellen des Muskelbandes.
   g_0 = Vorderstes, inconstantes Cu daganglion, vor dem ersten grossen gelegen.
5. Querschnitt durch den Schwanz von *Fritillaria furcata*. $\frac{540}{1}$.
   f = Muskelfibrillenblatt.
   s = Sarkoplasma der Muskelzellen.
6. Lateral geführter Längsschnitt durch das vordere Schwanzende von *Oikopleura velifera*. $\frac{500}{1}$.
   s = Sarkoplasma der Muskelzellen.
7. Querschnitt durch das ventrale Ende des linken Muskelbandes von *Oikopleura cophocerca*. $\frac{1000}{1}$.
   f = Muskelfibrillenblatt.
8. Stück aus einem Querschnitt durch die Mitte des Schwanzes von *Oikopleura cophocerca*. $\frac{1000}{1}$.

8A. Aus demselben Schnitte ein am äusseren Ende gespaltenes Fibrillenblatt, welches die Zusammensetzung aus zwei gleichen Lamellen erweist. $\frac{1500}{1}$.

8B. Zwei Fibrillenblätter (gewöhnlich kurzweg Fibrillen bezeichnet) im Längsschnitt. *Oikopleura cophocerca*. $\frac{1500}{1}$.

Fig. 1.

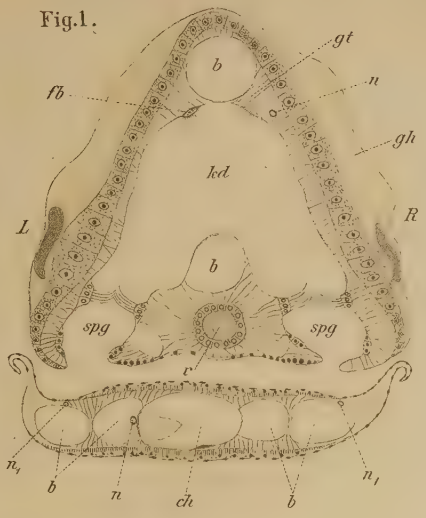


Fig. 2.

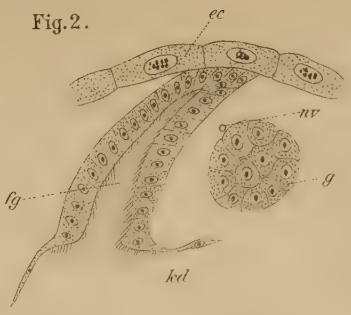


Fig. 3.

Fig. 4.

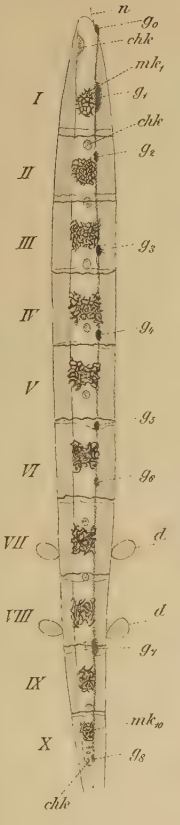


Fig. 6.

Fig. 7.

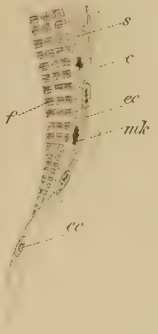


Fig. 5.

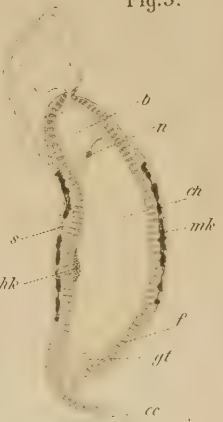


Fig. 8.

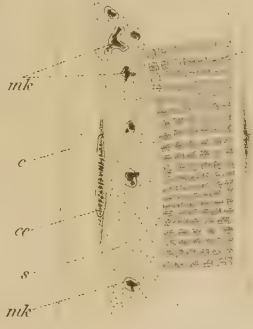


Fig. 8 A.

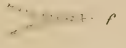
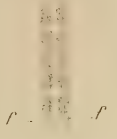


Fig. 8 B.



Lith. Anst.

nur in bestimmten Fällen seinen Einwohner. Ist der Feind gross genug, so verschlingt er beide so rasch, dass die Flucht unmöglich wird. Den Fangarmen einer Meduse und selbst kleineren Fischen sollen aber die Appendicularien auf diese Weise regelmässig entgehen (Fol).

Noch in anderen Beziehungen sollte, wie man annahm, den Appendicularien durch die Bildung des Gehäuses Vortheil erwachsen. Nach Allman (Nr. 2), der die alte Auffassung von Mertens, dass das Gehäuse zur Respiration in Beziehung stehe, in überzeugender Weise widerlegt hat, würde es weniger für das Wohnthier selbst, als vielmehr für dessen Brut von Bedeutung sein, denn die Eier sollten in die Schale abgelegt und in ihr sicher geborgen werden. Kürzlich hat auch Swainson (Nr. 53) im Gehäuse ein Ei bemerkt, doch ist es mir sehr zweifelhaft, ob dieses wirklich von der Appendicularie, welche das Haus bewohnte, herstammt.

Lohmann (Nr. 42, p. 141) hat neuerdings die wichtigste Aufgabe des Gehäuses darin zu erkennen geglaubt, dass der Schwanz von der Fortbewegung des Körpers entlastet, dagegen zur Besorgung des Athmungs- und Nahrungswassers verwendet würde. Dass die Bewegung des Schwanzes innerhalb der Schale diese letzteren Effecte mit erzielt, hat bereits Fol klar auseinandergesetzt. Es fragt sich aber, ob damit gegenüber dem gehäuselosen Zustande ein so grosser Vortheil für das Thier erwachsen ist, dass das phylogenetische Auftreten der Gehäusebildung erklärt werden könne. Dies könnte nur dann der Fall sein, wenn sich nachweisen liesse, dass die Athmung und Ernährung leichter innerhalb der Schale als vom nackten Thiere bewerkstelligt werden. Dieser Nachweis wird sich aber, wie ich meine, kaum führen lassen. Bezüglich der Athmung wachsen die Bedürfnisse mit der Steigerung der Leistung für die Bewegung, und der Aufwand für die Locomotion des nackten, schnell im Wasser sich tummelnden Thieres ist sicher nicht geringer — Lohmann selbst hält ihn für bedeutender — als beim Thiere innerhalb des Gehäuses. Es hat also auch das nackte Thier die Fähigkeit, selbst gesteigerten Athembedürfnissen zu genügen, ohne dass die Thätigkeit des Schwanzes eine wesentlich andere wäre als innerhalb der Schale. Die Athmung kann also im Gehäuse nicht leichter ausgeführt werden wie ausserhalb desselben, und ich glaube sogar, dass sie sich dort nur so schwer vollzieht, dass die Befriedigung der Athmungsbedürfnisse zu freiwilligem Verlassen der Schale Veranlassung sein könnte. Ob die Ernährung leichter in der Schale oder im Freien möglich wird, lässt sich kaum feststellen. Sicher ist es, dass in das Gehäuse zur Ernährung geeignete Organismen mit dem Wasser eintreten; aber denselben Formen begegnet auch das nackt schwimmende Thier, und es ist nicht einzusehen, weshalb es nicht im Stande sein sollte, sie zu erhaschen und festzuhalten. (Vgl. über die Nahrungsaufnahme unten Kapitel VI.)

Schon das häufige Vorkommen lebenskräftiger, während längerer Zeit nackter Appendicularien beweist, dass auch in diesem Zustande

Athmung und Ernährung erfolgen können, und man darf demnach wohl annehmen, dass die Thätigkeit des Ruderschwanzes auch im Freien geeignet ist, das Thier mit Athmungs- und Nahrungswasser zu versorgen. Der Unterschied im Verhalten des nackten und gehäusetragenden Thieres besteht lediglich darin, dass dieses durch die Schläge seines Schwanzes das Wasser durch die Schale gleiten lässt, während es selbst, infolge des grossen Widerstandes des Gehäuses, nur wenig seinen Ort verändert, dass jenes dagegen seinen Körper mit stets frischem Athmungs- und Nahrungswasser in Berührung bringt, indem es sich selbst vorwärts bewegt. In beiden Fällen kommt der Aufwand für Bewegungszwecke gleichzeitig auch der Athmung und Ernährung zu Gute, und es findet auch beim gehäusetragenden Thiere keine Kraftzerlegung in der Weise statt, dass ein bestimmter, grösserer Theil der Arbeit des Schwanzes ausschliesslich der Athmung und Ernährung nutzbar wäre, ohne für die Bewegung gleichzeitig mit von Bedeutung zu sein.

In **morphologischer Beziehung** entspricht das Gehäuse der Appendicularien dem äusseren Mantel der übrigen Tunicaten. Das hat bereits Leuckart (Nr. 41, p. 82) erkannt, der bei seiner *Appendicularia albicans* das Gehäuse allerdings nur auf dem frühen Bildungsstadium beobachtete, wenn es aus einer glashellen Masse besteht, dem Ektoderm noch dicht anliegt und nur im vorderen Körpertheile eine ansehnliche Dicke besitzt. Die Verschiedenheiten zwischen beiden Gebilden sind aber auffallend genug. Der Mantel, der ebenfalls vom Ektodermepithel ausgeschieden wird, enthält Cellulose; es wandern in ihn Mesodermzellen ein, und er bleibt zeitlebens mit dem Thier innig verbunden. Das Gehäuse entbehrt der Cellulose und enthält keine eingewanderten Elemente des mittleren Blattes; es löst sich leicht vom Thiere ab und wird häufig erneuert.

III. Das Hautepithel.

Nicht bei allen Appendicularien bildet das ektodermale Hautepithel eine durchaus straff ausgespannte Schicht, sondern bei mehreren Formen zeigt es eigenthümliche Falten und Fortsätze. Bei den Fritillarien wird die die Schale secernirende Drüsenregion am Rücken und seitlich von der Kapuze überdeckt. Diese stellt eine hinter der Drüsenregion quer verlaufende und nach vorn gerichtete Hautduplicatur dar, die dorsal am höchsten ist, an den Seiten immer niedriger wird und ventral vollständig fehlt. Da über und hinter ihr keine Absonderung von Substanz für das Gehäuse erfolgt, bildet die Schale nur eine zarte Schicht um den Vorderkörper (vgl. oben p. 92 und 93). Bei *Oikopleura velifera* erhebt sich am hinteren Rumpfende dorsal das nach vorn gerichtete Velum, das selbst wieder gefaltet sein kann und von der mächtigen Schale überdeckt wird. Dazu kommt noch ein ventraler, hinter dem Endostyl entspringender Fortsatz der Leibeswand.

An der Uebergangsstelle von Rumpf und Schwanz bildet die Haut des ersteren häufig eine grubenförmige Vertiefung, in welche das ver-

jüngte Vorderende des letzteren sich einsenkt (Fig. 6, Taf. IV), wie ein Gelenkkopf in eine Pfanne. Der Boden der Grube ist natürlich durchbrochen, weil hier die Hautepithelien der beiden Körperabschnitte ineinander übergehen.

Am Mund, After und an den beiden äusseren Spiracularöffnungen schlägt sich das Ektoderm nach innen zu ein und verbindet sich dem Entodermepithel. Die Grenzen beider Blätter lassen sich ganz sicher nicht feststellen, doch dürfte nur in den beiden Spiraculargängen der ektodermale Antheil umfangreicher sein.

An allen Stellen des Körpers bildet die äussere Hautschicht ein durchaus einschichtiges Epithel. In histologischer Beziehung ist dasselbe nicht gerade besonders mannigfaltig differenzirt. Von der grössten Bedeutung für das Thier sind die Drüsenzellen, welche das Gehäuse secerniren. Ausserdem trifft man an den verschiedensten Stellen besondere einzellige oder mehrzellige Hautdrüsen, welche zur Schalenbildung keine Beziehung haben. Der grösste Theil der Oberfläche wird von stark abgeflachten Zellen eingenommen, welche lediglich das Innere zu umhüllen und zu schützen haben. Bei einer Form *(Fritillaria urticans)* erfahren diese Zellen zum Theil eine ganz eigenartige Differenzirung, indem sie zu Nesselzellen werden. Auch ektodermale Flimmerzellen fehlen nicht ganz, und sie leiten hinüber zu den mit starren oder beweglichen Haarfortsätzen versehenen, als Sinneszellen functionirenden Elementen. Doch sollen diese letzteren erst in einem späteren Kapitel besprochen werden.

1. Drüsenzellen.

Die das Gehäuse absondernden Drüsenzellen sind auf den vorderen Rumpfabschnitt beschränkt. Wie oben (p. 95) bereits erwähnt wurde, liegen sie bei verschiedenen Gattungen an verschiedenen, aber ganz bestimmten Stellen. Bei Oikopleuren sind sie häufig in Querreihen angeordnet; wenigstens lässt sich das oft für eine Anzahl besonders grosser Drüsenzellen erkennen. Das Ektoderm dieser Region zeigt dann ein bestimmtes mosaikartiges Aussehen. Lohmann (No. 42, p. 148) zeichnet ein ähnliches Verhalten bei seiner *Folia aethiopica,* welche dem Genus *Oikopleura* ausserordentlich nahe zu stehen scheint. Auch bei *Kowalevskia* sind die auf die Rückenseite beschränkten secretorischen Zellen in regelmässigen concentrischen Kreisen angeordnet (Fol).

Meistens sind die Drüsenzellen prismatisch geformt und ansehnlich hoch; häufig erscheinen sie auch kubisch oder pflastersteinförmig. Bei der Flächenansicht zeigen sie sich vorherrschend fünf- oder sechseckig. Ihre Kerne sind stets gross, häufig unregelmässig geformt, zuweilen ein wenig gelappt; ihr Körper ist leicht und stark färbbar. Bei alten Thieren von *Oikopleura cophocerca* habe ich häufig säbelförmig gekrümmte oder stäbchenförmige Kerne angetroffen. — Die in die schleimige Masse des

227527

sich bildenden Gehäuses austretenden Zellen zersetzen sich ziemlich rasch (Fig. 5 und 6, Taf. II).

Bei *Folia* und *Stegosoma* und häufig bei den Oikopleuren sind zwei grosse, rechts und links vom Endostyl auf der Ventralseite gelegene mehrzellige Hautdrüsen anzutreffen. Sie springen in die Leibeshöhle weit vor, und die einzelnen Drüsenzellen reichen durch die ganze Dicke hindurch bis an die äussere Oberfläche. Ein besonderer ausführender Canal fehlt also (vgl. Fig. 7—9, Taf. I). Das Secret zeigt bei *Oikopleura cophocerca* die eigenthümlichen Fluorescenzerscheinungen, die bereits oben (p. 90) erwähnt wurden, indem es bei auffallendem Lichte orangeroth, bei durchfallendem smaragdgrün erscheint. Bereits Mertens hat diese Drüsen beobachtet und angenommen, dass von ihnen die Gehäusebildung ausgehe.

Kleine einzellige und meist etwas grössere mehrzellige Hautdrüsen sind bei den Fritillarien über den ganzen Körper verbreitet und fehlen auch nicht im Schwanze. Jede Drüsenzelle ist von einer ziemlich consistenten, feinen Membran umgeben, die flaschenförmige Gestalt besitzt. Der Flaschenmund ist nach aussen gekehrt und zwischen den indifferenten Ektodermzellen eingeschlossen. Am Grunde liegt der protoplasmatische Zellkörper mit seinem Kern und zeigt ein sehr wechselndes Volumen. Oft nur füllt er einen geringen Theil des Raumes und enthält dann höchstens eine sehr kleine Vacuole (Fol), die wohl nur den zu secernirenden hellen Stoff darstellt. Diese Flüssigkeit nimmt dann rasch zu, so dass die Zellmembran ganz ausgefüllt erscheint, entleert sich nach aussen und der Zellkörper schrumpft wieder zusammen. Characteristisch sind bei *Fritillaria furcata* vier grosse einzellige Drüsen, welche, im hinteren Schwanzabschnitte gelegen (zwei ventral, zwei dorsal von der Chorda), auf der linken Seite nach aussen münden (Fig. 1, Taf. II). An der hinteren Gabelstelle des Schwanzes liegt bei derselben Form eine mehrzellige Hautdrüse, die innervirt zu sein scheint. Eine andere findet sich links vom Hoden und besitzt einen besonderen, langen Ausführungsgang (Fol). Das Secret der Hautdrüsen hat eine ziemlich flüssige, schleimige Beschaffenheit.

2. Das flache Epithel der Hautschicht.

Die Hautschicht ausserhalb der Drüsenregion stellt ein flaches Epithel dar. Nur in Jugendstadien besteht es aus plasmareichen Zellen, während später meist der cuticulare Theil überwiegt und der protoplasmatische zuweilen vollständig schwinden kann. Dazu kommt, dass sich das Ektodermepithel bei alten Thieren namentlich im Schwanze sehr leicht abscheuert, so dass das Sarcoplasma der Schwanzmuskeln frei zu Tage treten kann.

Bei den Oikopleuren findet sich das Plattenepithel nur im hinteren Rumpfabschnitt und an der Oberfläche des ganzen Ruderschwanzes. Hier erscheint es bei Flächenansicht aus sehr zahlreichen polygonalen Zellen

zusammengesetzt (Fig. 7 und 8, Taf. II). An der Aussenseite bildet sich die anfänglich zarte, später sehr mächtige Cuticula, die querverlaufende Verdickungsstreifen entwickeln kann (*Oikopleura cophocerca*, Fig. 2 und 3, Taf. III) und zuweilen gelblich gefärbt ist. An der Innenseite, der primären Leibeshöhle zugekehrt, liegt der protoplasmatische Zelltheil. Oft erscheint er als eine netz- oder siebförmige Platte (Fig. 7, Taf. II), oft ist er bis auf einen linsen- oder sternförmigen Körper reducirt, der ziemlich der Mitte der inneren Cuticulaseite ansitzt. In ihm liegt der Kern eingeschlossen. Schon in jugendlichen Thieren kann man diesen häufig in directer Theilung sehen. Er ist nicht immer kugelähnlich und rund, sondern häufig sternförmig und unregelmässig geformt (Fig. 8, Taf. II). Durch geeignete Reagentien lässt sich das Epithel (sammt der Cuticula) stets in die einzelnen, polygonal erscheinenden Elemente zerlegen. In ähnlicher Weise wird wohl das Plattenepithel der meisten anderen Genera beschaffen sein.

Bei *Kowalevskia* soll das Epithel des Schwanzes aus kleinen, sternförmigen Zellen bestehen, welche über einer homogenen, inneren Cuticula liegen (Fol).

Ebensowenig scheint mir die Structur bei den Fritillarien klargelegt zu sein, wo die Epithelzellen viel weniger zahlreich sind als bei den Oikopleuren. Im Schwanzabschnitt liegen wie bei *Kowalevskia* kleine, sternförmige Zellen über einer homogenen Membran; der Rumpf alter Thiere ist nur von einer dünnen, structurlosen Cuticula bedeckt. In der Jugend liegen auswärts von dieser grosse, transparente Zellen, welche später zum grossen Theil schwinden und nur an manchen Stellen bestehen bleiben. Zwischen den Zellen findet sich häufig eine gekörnte, orange gefärbte Substanz (Fol). Im Gegensatze zu den Oikopleuren würde also bei diesen Formen im Ektoderm keine äussere Cuticula, sondern eine Art Basalmembran gebildet werden. Doch sind vielleicht hier die thatsächlichen Verhältnisse noch nicht richtig erkannt worden.

Bemerkenswerth ist das Vorkommen von Flimmerzellen im flachen Epithel der Hautschicht. Bei *Fritillaria megachile* und *Fr. urticans* (Fig. 1, Taf. III) ist der Rand des Ruderschwanzes von einer Wimperschnur umsäumt. Ganz ähnlich verläuft ein Strang stärkerer Cilienzellen bei *Kowalevskia tenuis* (vgl. Holzschnitt 9, p. 109). Doch hält Fol diesen letzteren und den den Mund umsäumenden Cilienkranz (Fig. 2, Taf. II) für Tastapparate.

Auffallend erscheint das Vorkommen von Nesselzellen bei *Fritillaria urticans* im flachen Epithel des Rumpfes und Schwanzes; nur die Unterseite der Kapuze führt solche Elemente nicht. Jede Zelle besitzt eine länglichrunde Kapsel (0,012 mm lang, 0,008 mm breit), in welcher der Faden im ruhenden Zustand zu einem stark lichtbrechenden, 0,004 mm messenden, kugelähnlichen Körper zusammengerollt daliegt. Nach erfolgter Reizung (z. B. Zusatz von Süsswasser) entrollt sich der Faden und tritt mit seiner Länge von 0,1 mm aus der Nesselkapsel hervor (Fig. 1, Taf. III) (Fol).

IV. Das Nervensystem.

Das Nervensystem besteht aus dem im vorderen Rumpfabschnitte median und dorsal über dem Kiemendarmeingang gelegenen Centralganglion, dem sich daran schliessenden dorsalen Nervenstrang, einer wechselnden Anzahl diesem auf- und eingelagerter Caudalganglien und endlich aus zahlreichen, in verschiedener Weise entspringenden Nervenästchen sensibler oder motorischer Natur.

Das Gehirnganglion bildet einen länglichrunden oder spindelförmigen Körper (Fig. 4, Taf. II), der durch seichte Querfurchen in mehrere hintereinander liegende Partien ganz unvollkommen gesondert sein kann. Diese Erscheinung deuten Ussow bei *Oikopleura flagellum* Huxl. und Lahille [I.*) No. 145, p. 53] bei *Oikopleura spissa* Fol in der Weise, dass sie nicht ein, sondern drei gesonderte Gehirnganglien annehmen. Im besonderen unterscheidet Ussow (No. 54, 55) 1. einen vorderen kegelförmigen Theil, von welchem drei Nervenpaare ausgehen, 2. einen mittleren kugelförmigen, dem die Otolithenblase aufsitzt, und 3. einen hinteren keilförmigen Theil mit zwei Nervenpaaren und einem hinteren unpaaren Nerven. Bei *Megalocercus* lassen sich ein kleinerer vorderer und ein grösserer hinterer Gehirnabschnitt unterscheiden (Chun).

Nach Fol soll das ganze Ganglion von einem centralen Längscanal durchbohrt sein; es scheint aber, dass in manchen Fällen die centrale Punctsubstanz theilweise übersehen und für ein Lumen gehalten worden ist.

Peripher liegen die Ganglienzellen, die bei den kleineren Formen wohl durchweg nur in einer Schicht angeordnet und mit grossen, bläschenförmigen Kernen von typischem Aussehen versehen sind; central befindet sich die Fasersubstanz. Der feinere Bau des Organes ist noch ungenügend erforscht.

Der dorsale Hauptnervenstamm entspringt am hinteren Ende des Ganglions und verläuft zunächst dorsal vom Kiemendarm nach hinten zu, indem er gleichzeitig aus der Medianebene heraus ein wenig nach rechts abgelenkt wird (Fig. 1, Taf. IV). Dann begleitet er rechts den Oesophagus (Fig. 1, Taf. VI) und biegt in einem scharfen Winkel nach der Ventralseite und gleichzeitig ein wenig nach links und nach vorn zu um. Auf der Ventralseite wendet er sich dann noch mehr nach links, um an der Insertionsstelle des Schwanzes dessen Dorsalseite (die nach links gekehrt ist) über der Chorda zu erreichen. Wie dieser hintere Bogen des Hauptnerven zwischen den verschiedenen Abschnitten des Verdauungscanales sich hindurchwindet, ist bei den verschiedenen Arten im einzelnen nicht ganz gleich. Bei *Stegosoma* (Fig. 8, Taf. I) geht der Bogen vom rechten Hinterende des Oesophagus aus über den Cardialtheil des Magens an der rechten Seite der Leber vorbei; bei *Megalocercus* (Fig. 4, Taf. I) folgt er mit seinem absteigenden Ast der linken Seite des

*) Bezieht sich auf das Literaturverzeichniss am Schlusse des ersten Abschnittes, p. 83.

Magens. Bei den Oikopleuren tritt der Nerv zwischen Oesophagus, Magen und Leber einerseits und dem Intestinum andererseits hindurch und legt sich mit seinem ventralen, nach vorn gerichteten Ast dem Pericardium an (Fig. 1, Taf. VI).

Etwas directer ist der Verlauf des Hauptnerven im Rumpf von *Kowalevskia*, indem der Strang dorsal in der Medianebene bleibt, bis er sich dem Magen genähert hat; dann biegt er gleich nach links und gelangt an der linken Seite des hier ventral gelegenen Oesophagus vorbei in den Schwanz. Noch kürzer verläuft der Nerv bei *Fritillaria formica*, denn gleich hinter dem Ganglion wendet er sich nach links und zieht an der linken Seite des Oesophagus und Magens hin, um nach einer ventral zu gerichteten Krümmung in den Schwanz einzutreten.

Im Schwanze verläuft der Hauptstamm gerade gestreckt, dorsal von der Chorda in einem Blutsinus (Fig. 1 und 5, Taf. IV). Gewöhnlich reicht er nur bis zum hintersten Chordaende, wo er dann mit einem Terminalganglion abschliesst, nachdem er sich ein wenig verjüngt hat. Doch kann aus dem letzten Ganglion noch ein dünnerer medianer Nerv austreten, der dann als Fortsetzung des Caudalnerven über das Chordaende hinaus in die Schwanzgallerte zu deuten ist. Bei *Kowalevskia* (Holzschnitt 9, p. 109) erstreckt sich der Hauptstamm als ansehnlicher Strang bis in das äusserste Schwanzende, um in dem eigenthümlichen Terminalorgan zu endigen.

Fol fand bei allen Formen den Hauptnervenstamm von einem Längscanal durchbohrt, dessen Lumen $^1/_3$ des ganzen Durchmessers betrug und häufig mit kleinen Körnchen erfüllt war. Auch Chun beschreibt den Hauptnerv bei *Megalocercus* als eine Röhre mit deutlich nachweisbarem Hohlraum. Neuerdings stellt Rankin im Gegensatze zu Fol das Vorhandensein eines Lumens bei *Oikopleura dioica* und *Fritillaria furcata* in Abrede.

Nach Leuckart (No. 41, p. 85) wird die „streifige Masse" des Nervenstammes von einer ziemlich dicken, doppelt conturirten Scheide umhüllt; eigentliche Nervenfasern sollen fehlen. — Der feinere Bau bedarf also noch sehr der eingehenden Untersuchung.

Die Caudalganglien sind zuerst von Huxley (No. 27) als „ganglionähnliche Anschwellungen" des Nervenstranges beschrieben worden, deren vorderste die grösste sei. Später veröffentlichte Kowalewsky (No. 31) die Beobachtungen Nogine's, denen zufolge im Schwanze eine Reihe paariger Ganglien vorhanden sein sollte. Auch Ussow fand 10—18 dem Caudalstrang aufliegende Ganglien. Fol dagegen erkennt nur in dem vordersten ein echtes Ganglion, das aus Ganglienzellen zusammengesetzt sei; die hinteren, 20—40 an Zahl, sind ihm einfache Anschwellungen des Faserstranges selbst, die nicht den Werth von Zellen hätten. *Kowalevskia* sollte nur ein vorderes grösseres Caudalganglion besitzen, denn weiter hinten liessen sich keine „Anschwellungen" nachweisen. Die von den Anschwellungen entspringenden Nervenästchen begäben sich

entweder zur Haut oder zu den Muskeln. Langerhans (No. 35) endlich fand bei *Oikopleura velifera* 12—16 Ganglien, die sich aus 1—6 Zellen zusammensetzten und von einer Bindegewebshülle umgeben wären.

Fig. 7.

Drei Caudalganglien (im Längsschnitt) aus der Mitte des Ruderschwanzes von *Oikopleura velifera*. $^{1500}/_{1}$. *gz* grosse, *gz,* kleine Ganglienzellen. *nf* dorsaler Hauptnervenstrang.

Die Zahl und Grösse der Caudalganglien unterliegen bei verschiedenen Arten und auch bei verschiedenen Individuen derselben Species weitgehenden Modificationen. Bei den Fritillarien sinkt die Zahl bis auf acht und neun, bei *Appendicularia sicula* nach Fol auf sieben bis acht, bei den grossen Appendicularien (manchen Oikopleuren, *Stegosoma*) erreicht sie über 40.

Ueberall liegt im vordersten Abschnitt ein bedeutend umfangreicheres Ganglion, welches als das erste bezeichnet wird, obwohl das streng genommen fast nirgend zutrifft. Es besteht aus einer sehr grossen Zahl Ganglienzellen, die grösser sind als in den hinteren Caudalganglien und den Nervenstrang meist allseitig umgeben. Häufig fehlen die Zellen aber auf der Ventralseite, so dass die Nervenfasern direct der Chorda aufliegen, wie es ausserhalb der Ganglien überall der Fall ist. Auch weiter vorn liegen dem Nervenstrang bei vielen Formen kleinere Ganglienzellen in sehr wechselnder Zahl und Vertheilung auf (Fig. 4 und 5, Taf. III). Bei *Fritillaria furcata* kann ein solches kleines vorderstes Ganglion (g_0, Fig. 4, Taf. IV) zuweilen in den Rumpfabschnitt hineinrücken.

Alle hinteren Caudalganglien bestehen stets aus nur wenigen Zellen, zuweilen nur aus einer einzigen. Bei manchen Formen *(Oikopleura velifera)* lassen sich grosse und kleine Ganglienzellen unterscheiden, die in gewissen Ganglien in ganz regelmässiger Weise bilateral symmetrisch angeordnet sind (vgl. nebenstehenden Holzschnitt Fig. 7). Doch fehlt es nicht an individuellen Verschiedenheiten, in welchen die Bilateralität gestört erscheint. Meist sind aber die Zellen eines Ganglions gleichartig (Fig. 8 und 9, Taf. III); doch bleiben sie nicht immer dicht nebeneinander liegen, sondern erscheinen bei manchen Individuen beträchtlich gegeneinander verschoben. So rücken einzelne Ganglienzellen von den andern weit ab und gelangen mehr nach vorn oder hinten. Es hält dann nicht immer leicht, zu entscheiden, ob man nur ein oder mehrere Ganglien zu zählen habe.

Die Ganglienzellen zeigen die bekannten typischen Verhältnisse. Die kleinsten erscheinen meist bipolar, bei den grösseren lassen sich häufig die Fortsätze bis zur Endigung am Muskel verfolgen. Die Kerne sind bläschenförmig und in den kleinen Zellen natürlich ebenfalls sehr klein, aber stets structurirt und nie homogen. Wenn neuerdings Rankin das letztere im Gegensatze zu meinen früheren Angaben behauptet *(Fritillaria furcata)*, so hat er entweder schlecht conservirtes Material untersucht oder nicht genügend entfärbt.

Offenbar müssen sämmtliche Ganglienzellen entwicklungsgeschichtlich aus dem zelligen primären Nervenrohre hervorgegangen sein, auf dessen Vorhandensein die Ontogenie der Ascidien zu schliessen erlaubt, obwohl es durch directe Beobachtung bisher nicht nachgewiesen worden ist. So wie bei den Ascidien werden wohl auch bei den Appendicularien im Rumpfe die Zellen bei der Bildung des Hauptnervenstranges zum Theil schwinden (ausser natürlich im Bereiche des Gehirnganglions selbst), denn der letztere führt auf der weiten Strecke zwischen Gehirn und 1. Caudalganglion im ausgebildeten Zustand keine Zellen mehr. Im Schwanzabschnitt scheint eine vollständige Rückbildung von Zellen des primären Rohres kaum wahrscheinlich. Vielmehr dürften wohl sämmtliche Elemente bei der Entwicklung des Caudalstrangs zu Ganglienzellen werden, die sich während des Längenwachsthums des Schwanzes in der oben beschriebenen Art zu Ganglien gruppiren oder in unregelmässiger Weise über die Fasern vertheilen. Vielleicht sind aber die „kleinen Ganglienzellen" solche Elemente, die nicht mehr volle Functionsfähigkeit bewahrt haben und bereits in den Process der Rückbildung eingetreten sind. Im Larvenschwanze der Ascidien werden bekanntlich alle Zellen des primären Nervenrohres während der Metamorphose resorbirt.

Die peripheren Nerven lassen sich in solche unterscheiden, die a) aus dem Gehirn, b) aus den Caudalganglienzellen selbst und c) aus dem Hauptnervenstrang entspringen.

a) Das Vorderende des Ganglions zieht sich mit seinem Fasertheil ein wenig in die Länge, gabelt sich dann in zwei dicke, rechts und links gerichtete Stämme, die allmählich feiner werden und den Pharynxeingang umgeben (Fig. 4, Taf. II; n_2 Fig. 5 und 9, Taf. I). Ventral lösen sie sich in feine Aestchen auf, welche die Tastzellen innerviren. Ein Ast tritt auf jeder Seite in die Unterlippe (Oikopleuren) ein. Auch dorsal entspringen von den beiden vorderen Nerven Nebenäste, welche die dorsale Mundregion versehen.

Im hinteren Theil des Gehirns entspringen zwei symmetrisch gelegene, stärkere Nervenäste, welche sich zu den Kiemenspalten begeben und als Kiemennerven oder Spiracularnerven bezeichnet werden (n_1 Fig. 7, Taf. I; Fig. 2 und 4, Taf. II). Bei *Stegosoma* sollen die Wurzeln dieser Nerven nicht im Gehirn liegen, sondern auf den Hauptnervenstamm hinüberrücken (Fig. 9, Taf. I).

Ausserdem entspringen dem Gehirn noch eine Anzahl kleinerer Nerven, welche namentlich die Haut und die Tastzellen versorgen. Sie scheinen inconstant in der Zahl und im Verlaufe zu sein; nur bei Ussow (No. 54) finde ich sie auf drei Paar bestimmt *(Oikopleura flagellum)*, von denen zwei aus dem vorderen, eines aus dem hintersten Gehirnabschnitt heraustritt. Im ganzen würden dann hier fünf Nervenpaare und der Hauptnervenstamm dem Gehirn entstammen.

b) Die den Caudalganglienzellen direct entspringenden Nerven wurden zuerst von Langerhans beschrieben und ohne Ausnahme als sensibel gedeutet. Entsprechend der variablen Zahl und Lage der Ganglien fand er die Vertheilung der „sensiblen Nerven" im Verhältniss zu den „Muskelsegmenten" ganz unregelmässig. Auch Fol hatte Nervenfasern direct den „Anschwellungen" (renflements) entspringen, aber bald die Muskeln, bald die Haut innerviren sehen. Nach Retzius sind es bei *Appendicularia flagellum* gerade die motorischen Nervenfasern, welche aus den Ganglien kommen; und da die Zahl der letzteren beträchtlich grösser ist als die der sog. Muskelsegmente, und zudem die Vertheilung eine ganz ungleichmässige ist, könnte die von Langerhans behauptete Gesetzmässigkeit in dem Verhalten der motorischen Nerven (vgl. unten p. 107) nicht bestehen. Mit Unrecht leugnet neuerdings Rankin, dass Nervenfasern aus Ganglienzellen überhaupt hervortreten können. Bei *Fritillaria furcata* kann man sich davon leicht am zweiten Caudalganglion überzeugen.

c) Die aus dem Hauptnervenstamm entspringenden und mit Ganglienzellen anscheinend nicht direct verbundenen Nervenästchen sind überaus zahlreich und begeben sich entweder zur Haut oder zu den Muskelzellen. Bei *Kowalevskia* können sie mehrfach untereinander anastomosiren und netzähnliche Bilder erzeugen (Fol). Sie entspringen oft paarweise, je eins rechts und links; oft sind sie unsymmetrisch gegeneinander verschoben oder auf der einen Seite etwas zahlreicher als auf der anderen. Im Bereich des ersten grossen Caudalganglions können sie — ähnlich wie die Gehirnnerven — zwischen den Ganglienzellen aus dem Faserstrang heraustreten, und auch unter den hinteren Ganglien kommen sie hervor. Meist entspringen sie aber zwischen den Ganglien und vor dem ersten, wo namentlich bei *Oikopleura cophocerca* sehr zahlreiche Stämmchen vorhanden sind. Bemerkenswerth sind zwei beim ersten Caudalganglion austretende Nerven, die sich schräg nach vorn zu bis zum Schwanzrande erstrecken, der eine dorsal, der andere — nachdem er sich auf der linken Seite zwischen Chorda und Muskelplatte durchgedrängt hat — ventral verlaufend (n_1 Fig. 1, Taf. IV). Auch unpaarige mediane Stämme finden sich vor, die aber z. Th. vielleicht auch direct aus den Ganglienzellen hervorkommen *(Kowalevskia)*. Als Ramus recurrens bezeichnet Langerhans einen starken, vom ersten Caudalganglion bei *Oikopleura velifera* ausgehenden Ast, der ein Hautsinnesorgan versieht. Er ist vielleicht identisch mit dem dorsalen, schräg zur Haut verlaufenden Nerven, der eben erwähnt wurde. —

Die in die Muskulatur eintretenden Nerven, sei es, dass sie dem Hauptstamm, sei es, dass sie einem Ganglion entspringen, zeigen nach Fol zwei verschiedene Arten Endigungen. Die eine findet sich bei nur wenigen stets paarig auftretenden Nervenstämmchen (7 bei *Oikopleura cophocerca*, 3 bei *Oik. dioica*), die in gleichen Entfernungen voneinander liegen sollen. Vor dem Eintritt in den Muskel theilt sich der Nerv in eine Anzahl feinster Aestchen (3 bei *Oik. dioica*, vgl. Holzschnitt Fig. 8; 6, 10 und mehr bei *Oik. cophocerca*, vgl. Fig. 6, Taf. III), von denen jedes mit einem stark lichtbrechenden, ovalen oder flaschenförmigen Endkörperchen in den Muskel eindringt. Die andere Endigungsweise findet sich bei viel zahlreicheren und zum Theil ganz unregelmässig vertheilten Nerven und kennzeichnet sich durch den Mangel der Endkörperchen. Vor dem Eintritt in den Muskel kann sich der Nerv in zwei Aeste spalten, dann eine längere Strecke nach hinten zu die Muskelfibrillen begleiten; häufig sind in ihm Nodositäten zu bemerken (Fig. 6 und 7, Taf. III).

Fig. 8.

Endigung eines Nerven am Muskel von *Oikopleura dioica*. Nach Fol. *m* Muskelband. *n* Nervenfasern.

Langerhans fand im ganzen nur acht motorische Nervenpaare (*Oikopleura velifera* und *Fritillaria formica*), die acht verschiedenen „Muskelsegmenten" zugehörten. Jedes Paar entspringt am Vorderende des „Segments" direct aus dem Hauptstamm und steht niemals mit einem Ganglion in Verbindung. Jeder Nerv tritt in die Muskelplatte ein, läuft bis zur Hälfte von deren Länge nach hinten und endigt ohne Kerne, Knospen u. dergl. Ray Lankester (No. 39) beschreibt bei *Fritillaria furcata* 7 Paar motorische Nerven, welche von den in der Mitte eines jeden Muskelsegments gelegenen Ganglien ausgehen sollen (vgl. Holzschnitt Fig. 4 auf p. 88). Auch Retzius lässt die motorischen Nerven stets den Ganglien entspringen.

Diese controversen Angaben lassen sich durchaus nicht miteinander in Einklang bringen. Am zuverlässigsten scheinen mir Fol's Mittheilungen zu sein, obwohl sie die ältesten sind. Offenbar hat Langerhans übersehen, dass auch solche Nerven, die aus Ganglien kommen, in die Muskulatur eintreten können, dass demnach die Nerven durchaus nicht vollkommen gleichmässig vertheilt sind und dass sie zu den „Segmenten" keine ganz bestimmten Beziehungen haben. Das unregelmässige und variable Verhalten der Muskelnerven bei den verschiedenen Formen scheint mir nicht zweifelhaft zu sein. Jedenfalls ging aber schon aus Langerhans' eigenen Angaben mit Sicherheit hervor, dass 1. die Anzahl der Caudalganglien und sensiblen Nerven sehr weitgehende individuelle Schwankungen zeigt, dass 2. die Zahl der Ganglien von der der „motorischen Nerven" ganz verschieden ist und keinerlei constante Beziehungen zu den „Muskelsegmenten" erkennen lässt, dass 3. die „motorischen Nervenpaare" ganz unabhängig von den Caudalganglien aus dem Nervenstamm entspringen und manchen hinteren „Segmenten" überhaupt fehlen. Dass trotzdem

dieses Verhalten des caudalen Nervensystems als ein „Beweis“ für eine echte, auf die Vertebraten zu beziehende Segmentation der Appendicularien angesehen werden konnte, wird vielleicht manchem nüchternen Beurtheiler auffällig erscheinen müssen.

V. Die Sinnesorgane.

1. Das Gehörorgan.

Die Otolithenblase, deren Bedeutung schon von Huxley (No. 25) klar erkannt wurde, liegt stets dem Gehirnganglion dicht an, fast immer zu dessen linken Seite, der Mitte nahe, doch auch mehr nach vorn oder auch nach hinten zu verschoben, sehr selten *(Kowalevskia)* ventral vom vorderen Gehirntheil. Sie bildet ein fast kugelähnliches Gebilde, dessen Wandung ein einschichtiges, sehr feines Plattenepithel darstellt. Dasselbe ist an einer Stelle mit dem Ganglion so innig verwachsen, dass letzteres auf einer kurzen Strecke das Lumen der Gehörblase begrenzt und eine besondere Blasenwand zu fehlen scheint. Die Plattenzellen der Blase tragen feine Hörhaare, welche den sphärischen Otolithen, der durch saure Reagentien leicht aufgelöst wird, in der Schwebe erhalten. Hartmann (No. 22) fand den Otolithen linsenförmig und concentrisch geschichtet. Das Blasenlumen ist mit Flüssigkeit erfüllt (Fig. 4, Taf. II).

Es besteht somit eine hohe Uebereinstimmung zwischen der Gehörblase der Appendicularien und der Sinnesblase der Ascidienlarven. Während in jener aber alle Zellen zu Hörzellen sich gestalten und eine vielleicht aus dem Epithelverbande tritt, um den Otolithen selbst zu bilden, erfolgt in dieser eine weitgehendere Differenzirung, indem neben dem Gehörorgan ein Auge sich entwickelt. Nothwendigerweise ist damit eine Aenderung im Baue des Ohres verbunden, das bei den Ascidienlarven auf eine bestimmte Stelle der Sinnesblase beschränkt erscheint. Das kann natürlich die Auffassung nicht widerlegen, dass Sinnes- und Otolithenblase in morphologischem Sinne homologe Gebilde darstellen.

2. Die Flimmergrube.

Obwohl sowohl über die morphologische als physiologische Deutung der Flimmergrube noch immer Controversen herrschen, stehe ich doch nicht an, dieses Organ an dieser Stelle zu behandeln. Nach Analogie mit der Embryonalentwicklung der übrigen Tunicaten wird man wohl schliessen dürfen, dass auch bei den Appendicularien die Flimmergrube aus dem primären Nervenrohr hervorgeht.

Das Organ liegt stets rechts vom Ganglion; sein vorderes Ende ist ventral zu gekrümmt und erweitert sich zu einem Trichter, der sich in den Kiemendarm öffnet. Die Wandung besteht aus einer ziemlich dicken Schicht prismatischer Zellen, die gegen das Lumen zu starke Wimpern tragen (Fig. 2, Taf. IV). Das nach hinten und dorsal zu gerichtete Endstück verjüngt sich rasch und zieht sich in einen soliden

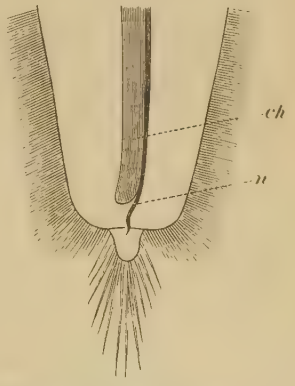
Strang aus, der *(Oikopleura cophocerca)* dorsal vom Ganglion, dem Hautepithel dicht anliegend, endigt. Bei manchen Formen scheint eine Verbindung mit dem Ganglion zu bestehen, wenn Fol's Abbildungen so weit zu schliessen erlauben. Bei *Stegosoma* ist das Hinterende gelegentlich zu einer Spiraltour eingerollt (Chun). Die Innervirung der Flimmergrube ist nicht sicher erkannt worden.

Im Anschluss an die älteren Auffassungen wird man das Organ wohl nur als ein Geruchs- oder Geschmacksorgan deuten können. Fol beobachtete, dass die dem Wasser zugesetzten Farbstoffpartikelchen, die durch den Mund in den Pharynx eintraten, durch die Flimmerbewegung in die Flimmergrube hineingeführt wurden. Darauf hin sei eine Umkehr des Wasserstromes erfolgt, und das Athmungswasser aus dem Munde heraus- durch die beiden Spiracula aber eingetreten.

3. Die Hautsinnesorgane.

Namentlich im Bereiche des vorderen Rumpfabschnittes, aber auch im Schwanze sind einzelne oder auch zu Gruppen vereinigte Sinneszellen beobachtet worden, die aus umgebildeten Zellen des ektodermalen Hautepithels hervorgegangen sind. Nach den bisher vorliegenden Mittheilungen lassen sich vier verschiedene Formen unterscheiden: a) Zellen mit zahlreichen Wimpern, b) solche mit einer beweglichen Wimperplatte, c) mit einem starren Borstenbündel, d) mit einem starken, starren Sinnesfortsatz.

Fig. 9.



Hinterende des Schwanzes von *Kowalevskia tenuis.* $^{200}/_{1}$. (Nach Fol.)

a) Die erste Form führt ohne scharfe Grenze zu gewöhnlichen epithelialen Flimmerzellen hinüber. Als solche sind vielleicht auch bei Fritillarien *(Fritillaria urticans,* Fig. 1, Taf. III, und *Fritillaria megachile)* die den Schwanzsaum bildenden Zellen zu deuten. Bei *Kowalevskia* umgiebt ebenfalls den ganzen Rand des Ruderorgans eine Wimperschnur (vgl. Holzschnitt Fig. 9); doch sollen die Wimpern unbeweglich sein, sowie auch die Haare derjenigen Zellreihe, welche den Schlundeingang umkreist (Fig. 2, Taf. II). Fol betrachtet daher alle diese Zellen als Tastzellen. Auch die Zellen am Schwanzende von *Appendicularia sicula* sind mit starren Geisselfortsätzen versehen. Histologisch noch weniger aufgeklärt ist das Terminalorgan im Schwanze der *Kowalevskia*, in welchem der caudale Hauptnervenstrang endigt. Es ist unsicher, ob das Organ durch eine einzige Zelle oder von einem Zellhaufen gebildet wird. Am äusseren Rande stehen fächerförmig starre, etwas flach gedrückte Fortsätze, von denen die mittelsten die grössten, die seitlichen die kleinsten sind.

b) Am allgemein verbreitetsten sind die meist durch ihre Grösse sofort auffallenden Zellen, welche einen beweglichen, flachen Fortsatz tragen,

der aus einer Reihe miteinander verklebter Wimpern hervorgegangen ist. Die Zellen finden sich vorwiegend im vorderen Rumpfabschnitt in der Nähe des Mundes in regelmässiger, symmetrischer, für die verschiedenen Arten characteristischer Vertheilung. Meist stehen sie einzeln, seltener zahlreicher nebeneinander zu einer Reihe angeordnet (z. B. *Fritillaria formica* im Schlundeingang). Die Wimperplättchen schlagen gegen das Wasser in ähnlicher Weise, wie es in den Längsrippen der Ctenophoren geschieht, und könnten wohl, wo sie sich in grösserer Zahl in der Mundnähe befinden, für die Herbeistrudelung kleiner Theilchen einige Bedeutung haben. Fol deutet sie aber ausschliesslich als Tastorgane und findet jede isolirt stehende Zelle von einem Nervenästchen versehen. Er beobachtete, dass nach erfolgter Berührung einer Tastzelle durch einen grösseren, mit dem in den Pharynx eintretenden Wasserstrom schwimmenden Fremdkörper sofort ein Wechsel in der Bewegungsrichtung des Athmungswassers erfolge.

In diese Gruppe der Sinneszellen dürften wohl auch die Organe gehören, die nach Chun in der Zweizahl im inneren Theil eines jeden Atrialganges bei *Stegosoma* sich finden und die „die Qualität des Athmungswassers prüfen" sollen.

c) Isolirt stehende Sinneszellen mit einem Büschel starrer, borstenförmiger Fortsätze scheinen selten vorzukommen. Sie sind von Fol bei *Fritillaria formica* beschrieben worden, wo sie in der Zweizahl auf der Unterseite des mittleren dorsalen Mundlappens angetroffen wurden.

d) Bei *Oikopleura velifera* beschrieb Langerhans (No. 36) ein cutanes Sinnesorgan, das mit einem starren, ziemlich dicken Fortsatz über die Cuticula emporragt (Fig. 11, Taf. III). Es liegt am Vorderrande des Schwanzes und wird vom Ramus recurrens innervirt.

Auch an gewöhnlichen Zellen der Haut, die durch keine besonderen Sinnesfortsätze ausgezeichnet sind, können Nervenästchen endigen (Fig. 10, Taf. III).

VI. Der Darmtractus.

Bei allen Appendicularien liegt die Mundöffnung am vorderen Körperende. Sie ist unbeweglich und starr, meist weit klaffend geöffnet; nur bei *Megalocercus* könnten vielleicht die vordersten der von Chun beschriebenen Rumpfmuskeln eine Bewegung hervorrufen (Fig. 5, Taf. I). Bei *Kowalevskia* ist der Mund einfach rund, mit einem glatten Rand versehen; sonst ist er wohl überall durch verschieden gestaltete lippenähnliche Vorsprünge ausgezeichnet. Häufig lassen sich eine Oberlippe und Unterlippe unterscheiden, die durchaus vom Ektoderm gebildet werden und in einer für die Arten characteristischen Weise mit den oben erwähnten Sinneszellen bewaffnet sind (Fig. 9, Taf. V).

In dem Darmtractus lassen sich zwei verschiedene Abschnitte erkennen: der respiratorische Kiemendarm und der Verdauungstractus.

Häufig ist der Darmcanal oder auch nur einzelne Theile desselben durch besondere Färbung ausgezeichnet, wie das bereits oben (p. 89 und 90) ausgeführt worden ist. Beachtenswerth sind besonders die Fälle, wo die verschiedenen Darmabschnitte verschieden gezeichnet sind. So bei *Megalocercus*, dessen Oesophagus, wie der Endostyl, orangeroth, dessen Magen, Leber, Intestinum und Rectum gelb erscheinen. *Oikopleura rufescens* hat einen sienafarbenen Magen, während das Rectum durch grosse violette Pigmente ausgezeichnet ist. Bei *Kowalevskia* ist das Rectum, das zu gleicher Zeit auch dem Intestinum der anderen Appendicularien entspricht, gleichmässig gelblich gefärbt; dagegen erscheint das Rectum bei *Appendicularia sicula* durch braune Granula braun gezeichnet, während das Intestinum und der Magen farblos oder hellgelb sind.

Bei manchen Formen tritt zur Zeit der Eireife eine mehr oder minder weitgehende Rückbildung des Darmsystemes ein. Chun fand bei *Stegosoma* den vorderen Rumpftheil mit dem Kiemendarm gelegentlich hochgradig atrophirt, während der Verdauungscanal unverändert blieb. Fol bemerkte bei *Oikopleura rufescens* zuweilen eine vollständige Rückbildung des gesammten Darmtractus.

1. Der Kiemendarm.

Der Kiemendarm bildet ein umfangreiches, sackartiges Organ, das im Querschnitt häufig (Oikopleuren) dreikantig erscheint (Textfiguren 1 und 2, p. 85 und 86); die Spitzen sind dorsal zu und auf der Ventralseite nach rechts und links gerichtet. Vorn öffnet er sich durch den Mund nach aussen, hinten geht er in den Oesophagus über, und ausserdem findet sich stets auf der Ventralseite rechts und links je eine meist grosse Oeffnung, die Kiemenspalte, die durch den Spiraculargang nach aussen führt und die respiratorische Function ermöglicht. Die Kiemendarmwand besteht im wesentlichen aus einem Plattenepithel, in welchem vielfach bei alten Thieren die zellige Structur nicht mehr nachweisbar bleibt, so dass nur eine homogene Membran vorhanden zu sein scheint. An bestimmten Stellen erfolgt eine ganz eigenthümliche histologische Umbildung der Wand, die bei einer Gruppe zur Entwicklung von Endostyl, Flimmerbogen und Flimmerbändern führt, während in einem zweiten Typus (*Kowalevskidae*) eigenartige Wimperzapfen entstehen.

Die Spiracula. Vielleicht kaum eine andere Eigenthümlichkeit in der Organisation der Appendicularien hat der Forschung solche Schwierigkeiten bereitet wie die Kiemenspalten und Spiraculargänge, obwohl gerade hauptsächlich auf diesen Gebilden die Zugehörigkeit zum Tunicatentypus beruht. Die älteren Beobachter hatten diese Organe nicht sicher erkannt. Erst Busch (No. 6) beschrieb die beiden inneren Spiracularöffnungen in den Kiemendarm als zwei grosse Räderorgane, welche wahrscheinlich Oeffnungen eines Canalsystems darstellten. Gegenbaur war nahe daran, (No. 21), die wahren Verhältnisse aufzudecken. Er erkannte die Organe

als Athemspalten, Spiracula, die er zutreffend innen in den Kiemendarm geöffnet sein lässt. Die äusseren Oeffnungen hat er aber nicht bemerkt und angenommen, dass das Organ jederseits nach aussen zu sich in eine Röhre ausziehe, die entweder das Wasser aus dem Kiemendarm direct in die Leibeshöhle und ins Blut führe, oder durch eine zarte Membran blind geschlossen sei und daher nur endosmotischen Austausch möglich mache. Erst Huxley (No. 27) hat die äusseren Spiracularöffnungen durch Fütterung der Thiere mit Indigo nachgewiesen.

An jedem Spiracularapparat sind demnach zu unterscheiden: die innere und die äussere Oeffnung und der Verbindungsgang selbst, der Spiracular-gang oder die Spiracularhöhle. Die innere Oeffnung, Huxley's (No. 28) Stigma, ist meist kreisähnlich oder länglichrund und sehr verschieden weit; bei *Kowalevskia* stellt sie einen ausserordentlich langen, über $^2/_3$ der Kiemendarmlänge sich erstreckenden Schlitz dar. Sie wird von mächtigen Wimperzellen umgrenzt (Fig. 1 und 3, Taf. IV). Die Cilien schlagen kreisförmig, bei der Betrachtung vom Rücken aus von links nach rechts, so dass das Bild eines rotirenden Rades erscheint (Fol). Es unterliegt der Willkür des Thieres, den Wasserstrom durch die Spiracula ein- oder austreten zu lassen. Bei *Megalocercus* fehlen die Wimperzellen an der inneren Oeffnung (Chun).

Die äussere Oeffnung variirt ebenfalls in Form und Grösse und wird von flachen, häufig etwas verdickten Zellen umgeben. Bei *Megalocercus* ist sie von einem Flimmerbogen umsäumt.

Der Spiracular-gang, Huxley's Atrialcanal, bildet eine Röhre von ausserordentlich variabler Gestalt und Länge. Meist nur kurz, cylindrisch oder trichterförmig, erweitert er sich zuweilen bei den grossen Oikopleuren und *Megalocercus* zu einem sackartigen Gebilde, der Spiracularhöhle (Fig. 3, Taf. IV). Diese ist von einem flachen Epithel ausgekleidet, in welchem aber mehrfach Differenzirungen auftreten können. Bei *Stegosoma* liegen im Spiracular-gang die beiden oben bereits erwähnten Gruppen Sinneszellen; bei *Oikopleura cophocerca* finden sich zwei Streifen verdickter Zellen, die vielleicht secretorische Bedeutung haben mögen.

Entwicklungsgeschichtlich entsteht der Spiracular-gang aus dem Ektoderm. Die Wimperzellen der inneren Oeffnung dürften aber wohl bereits dem Entoderm angehören, da Fol beobachtet hat, dass in der Larve den beiden ektodermalen Einstülpungen der Spiracular-gänge zwei entodermale Ausstülpungen des Kiemendarmes entgegenwachsen.

Der Endostyl. In der Medianebene des Kiemendarmes verläuft im vorderen ventralen Theil der Endostyl. Er fehlt nur der *Kowalevskia* zeitlebens und schwindet auch zuweilen in alten Thieren während der Zeit der Geschlechtsreife vollkommen *(Oikopleura rufescens)*. Am einfachsten gebaut ist er bei den Fritillarien, bei denen er aber nicht gerade gestreckt, sondern meist sehr stark gekrümmt*) verläuft. Er besteht

*) Bei *Fritillaria haplostoma* sind die beiden Enden so weit gekrümmt und spiralig aufgerollt, dass sie einander berühren.

hier lediglich aus zwei Längsreihen Drüsenzellen (Fig. 6, Taf. VI); bei *Fritillaria urticans* sind jederseits nur vier, bei *Fritillaria furcata* acht Zellen vorhanden. Aus vier Zellreihen setzt sich der Endostyl bei den meisten anderen Formen zusammen, jederseits begrenzen zwei Reihen die tiefe Rinne. Bei *Megalocercus* (Fig. 5, Taf. I) nehmen die Zellen von vorn nach hinten an Grösse allmählich ab; bei den Oikopleuren sind die Zellen der beiden dorsalen und der beiden ventral-medianen Reihen verschieden gestaltet (Fig. 7 und 8, Taf. VI). Dazu können im vorderen Theil des Endostyls sich lange Flimmercilien entwickeln, welche in die Endostylrinne hineinragen (*Oikopleura, Appendicularia, Stegosoma,* Fig. 9, Taf. I). Bei einigen Oikopleuren soll nach Fol (No. 16, p. 232) ein noch höherer Grad der Differenzirung erreicht sein, indem jederseits fünf bis sechs Reihen zapfenförmiger Zellen und eine mediane Reihe wimperntragender Elemente sich ausbilden.

Die physiologische Bedeutung des Endostyls ist die eines schleimabsondernden Drüsenorgans.

Der Flimmerbogen scheint nur dem Genus *Kowalevskia* zu fehlen. Er beginnt jederseits am vorderen Endostylende, wendet sich dorsal und nach hinten zu, um sich in der Medianebene ein Stück vor dem Oesophagus mit dem Bogen der anderen Seite zu vereinigen und in den Verdauungscanal fortzusetzen. Nach Fol soll der Flimmerbogen jederseits meistens nur aus einer Zellreihe bestehen. Ich finde ihn bei *Fritillaria furcata* meist zwei, bei den grösseren Oikopleuren aber mehrere Zellen breit (Fig. 3 und 5, Taf. VI); ebenso ist er bei *Stegosoma* (Fig. 8, Taf. V) ansehnlich breit und springt mit convexer Fläche in das Kiemendarmlumen vor. Die Zellen stehen stets in einer Schicht angeordnet und sind meist ziemlich lang prismatisch, am freien Ende dicht mit Wimpern besetzt.

Das ventrale Flimmerband. Vom Hinterende des Endostyls aus verläuft bei den meisten Formen median über die dorsal zu aufsteigende Hinterwand des Kiemendarmes ein Flimmerband bis zum Oesophagus. Oft (Fritillarien) ist es nur 1—3 Zellen breit, bei den grossen Oikopleuren dagegen umfangreicher. Zuweilen *(Megalocercus)* liegt dieses Flimmerband auf der Höhe eines kammförmigen, gegen das Kiemendarmlumen vorspringenden Wulstes, den man, wie mir scheint, nicht sehr passend als Gallertsegel bezeichnet hat. Den Kowalevskiden und *Fritillaria formica* und *Fr. urticans* fehlt das ventrale Flimmerband. Bei *Appendicularia sicula* sind drei Wimperstreifen, ein medianer und zwei laterale, vorhanden.

Manchmal sind auch die beiden Endostylränder von je einem Flimmersaum begrenzt, der die grossen Drüsenzellen seitlich überdacht. Vorn setzt sich diese Bewimperung in die der Flimmerbogen fort, hinten scheint sie in die des ventralen Flimmerbandes überzugehen.

Die Function des Kiemendarmes. Die Bedeutung des Kiemendarmes ist eine zweifache; erstens besorgt das Organ die Athmung und zweitens

die Nahrungsaufnahme. Wenn wohl auch die gesammte Körperoberfläche des Rumpfes und Schwanzes für die Respiration Wichtigkeit haben dürfte, so erfolgt doch der Gasaustausch hauptsächlich durch die Kiemendarmwandung. In unmittelbarer Nähe derselben strömt in den Lückenräumen der primären Leibeshöhle das Blut, während die Kiemendarmhöhle von einem stets erneuerten Wasserstrom durchsetzt wird. Meist tritt derselbe durch die Mundöffnung ein und durch die beiden Spiracula wieder aus. Häufig aber ist die Richtung eine umgekehrte, und es scheint ein solcher Wechsel der Willkür des Thieres zu unterliegen (vgl. oben p. 110).

Die Bedeutung der verschiedenen Theile des Kiemendarmes für die Nahrungsaufnahme ist durch Fol klargelegt worden. Nach Fütterung

Fig. 10.

Vorderer Rumpfabschnitt von *Oikopleura spissa*. Nahrungsaufnahme bei Karminfütterung. $^{150}/_{1}$. Nach Fol.

der Thiere mit Karminkörnchen erkannte er, dass die vom Endostyl abgesonderten Schleimmassen hauptsächlich vorn austreten und durch die Flimmerbewegung des Wimperbogens dorsal und nach hinten zu gegen den Oesophagus geführt werden. Der Schleim bildet dabei einzelne lang ausgezogene Fransen, die mit breiteren Enden dem Wimperbogen aufsitzen, mit den anderen freien Enden in den Oesophagus hineingeführt werden, wo sie durch dessen Wimperbewegung zu einem Spiralstrang zusammengerollt werden. In diesen Schleimfransen werden die kleinen, mit dem Athmungswasser eingeführten Nahrungstheilchen gefangen und dem Verdauungstractus zugeführt (vgl. Holzschnitt Fig. 10). Der spärliche, am hinteren Endostylende austretende Schleim wird durch das ventrale Flimmerband erfasst. Hauptsächlich erfolgt die Nahrungsaufnahme, wenn das Wasser durch den Mund einfliesst, sie hört aber auch dann nicht

vollkommen auf, wenn die Richtung sich umkehrt und die Spiracula das Wasser einströmen lassen.

Der Kiemendarm der Kowalevskiden entbehrt des Endostyls und des Flimmerbogens, entwickelt aber dafür besondere Wimperzapfen. Die beiden Spiracula bestehen wie bei allen anderen Appendicularien. Es finden sich vier Längsreihen Wimperzapfen, zwei rechts und zwei links gelegene, jederseits eine ventrale und eine lateral-dorsale Reihe. Ventral und hinter der Mundöffnung sind je zwei rechts und links gegenüber liegende Reihen miteinander verbunden, so dass eigentlich die Wimperzapfen in zwei parallel liegenden, hufeisenförmigen Figuren angeordnet sind. Vorn und hinten sind die Zapfen am kürzesten, in der Mitte des Kiemendarmes weitaus am längsten. Die dorsalen und ventralen Zapfen derselben Seite sind gegeneinander gekehrt, so dass jederseits nach innen zu von der Kiemenspalte eine Art Doppelrechen oder Sieb gebildet erscheint, welches das Athmungswasser passiren muss (Fig. 2, Taf. II). Die Zapfen sind solid, und jeder scheint nur von einer einzigen langgestreckten, am gesammten freien Theil bewimperten Zelle gebildet zu werden (Fig. 2 B, Taf. II). Auch die ventrale Partie des Kiemendarmes zwischen den beiden ventralen Reihen ist bewimpert.

Bei flüchtiger Betrachtung scheint eine auffallende Aehnlichkeit des Kiemendarmes der *Kowalevskia* mit dem der Dolioliden und Pyrosomen zu bestehen. In der That hat auch Moss (No. 44), der eine andere Art *Kowalevskia* auffand, den Bau des Kiemendarmes völlig verkannt und jederseits eine Kiemenspaltenreihe beschrieben (vgl. Garstang No. 19). Die weitgehenden phylogenetischen Speculationen, die von verschiedenen Seiten auf diese Befunde gegründet wurden, entbehren natürlich jeder Bedeutung. Die Eigenthümlichkeiten im Pharynx der Kowalevskiden finden bei Dolioliden keine Homologa.

Durch Karminfütterung hat Fol den Nachweis erbracht, dass bei den Kowalevskiden die Nahrungsaufnahme in der Weise erfolgt, dass die Nahrungspartikel, die mit dem Athmungswasser durch den Mund eintreten, von den Wimperzapfen zurückbehalten werden, während die leere Flüssigkeit durch die Spiracula abfliesst. Durch die Flimmerbewegung wird dann die Nahrung in den hinteren Pharynxabschnitt geführt und gelangt weiterhin in den Verdauungstractus. Für die Respiration können die soliden Zapfen keine Bedeutung haben, sondern es erfolgt die Athmung in genau derselben Weise wie bei allen anderen Appendicularien.

2. Der Verdauungstractus.

Der Verdauungscanal weist im einzelnen bei den verschiedenen Gattungen recht beträchtliche Unterschiede auf, lässt sich aber überall im wesentlichen auf den Typus einer Vförmigen Schleife zurückführen, deren ventraler Ast nach vorn zu gerichtet ist und ventral in der Medianebene durch den After direct nach aussen mündet. Die beiden Subfamilien, die Appendicularinae und Fritillarinae, unterscheiden sich scharf durch

den Bau des Verdauungscanales. Bei ersteren ist der Darm sehr umfangreich und reicht in den hintersten Rumpfabschnitt hinein; bei letzteren ist er klein und auf die Rumpfmitte beschränkt. Einzelne Abschnitte sind als Oesophagus, Magen, Intestinum und Rectum beschrieben worden, und meist findet sich ausserdem noch ein besonders differenzirter, als Leber zu bezeichnender Theil. Eine darmumspinnende Drüse, die allen anderen Tunicaten zukommt, ist bisher bei den Appendicularien nicht beobachtet worden. Ueberall wird die Darmwand von einem einschichtigen Epithel gebildet, das weder von einem besonderen Bindegewebe noch von eigenen Muskeln umgeben wird. Die Fortbewegung der Nahrung und verdauten Reste erfolgt ausschliesslich durch das innere Flimmerkleid der Darmwandungen.

Der Oesophagus. Bei fast allen Appendicularien zieht sich das Hinterende des Kiemendarmes in einen medianen und dorsal gelegenen Zipfel aus, der ohne scharfe Grenze in den Oesophagus führt. Dieser ist stets kurz, vorn trichterförmig erweitert (Fig. 4, Taf. VI), hinten ein wenig verjüngt und meist ventralwärts gekrümmt. Bei manchen Oikopleuren und bei *Megalocercus* ist er bis zu einem Halbkreis gebogen, bei den Fritillarien dagegen bleibt er ziemlich gerade gestreckt. Die Form des Lumens erweist sich im Querschnitt recht variabel; bei den Oikopleuren erscheint sie vorwiegend in lateraler, bei Fritillarien in dorso-ventraler Richtung comprimirt. Die Wandung besteht aus einer Schicht Wimperzellen, die denen der Flimmerbogen sehr ähnlich sind. Bei Oikopleuren sind die Elemente sehr kleine, dichtgedrängte Prismenzellen mit kleinen, länglichen Kernen; bei Fritillarien dagegen sind sie grösser, oft pflastersteinförmig oder kubisch, mit ansehnlichen, bläschenförmigen Kernen versehen. Nur bei *Kowalevskia* liegt die hinterste Pharynxausstülpung ventral und geht ohne deutliche Grenze in den Oesophagus über, der hier als ein breiter, in dorso-ventraler Richtung stark zusammengedrückter, allseitig bewimperter Sack erscheint. Auch die Wimperzapfen setzen sich in ihn fort, bilden aber nur ganz kleine, warzenförmige Erhebungen, die nach hinten zu füglich ganz verschwinden. Das Hinterende krümmt sich im rechten Winkel dorsal zu und mündet in den Magen. Die Wimpern erlangen eine sehr mächtige Ausbildung und werden bis 0,2 mm lang.

Der Magen zeigt überaus variable Gestalt, besteht aber überall aus einem einschichtigen Epithel, fast ausschliesslich aus Wimperzellen. Bei den Fritillarien ist er klein, fast kugelförmig und setzt sich aus nur wenigen sehr grossen Drüsenzellen zusammen, die innen bewimpert zu sein scheinen und je einen grossen, bläschenförmigen Kern führen. Bei *Appendicularia sicula* ist er deutlich bewimpert, oval und recht klein. Auffallend ist hier, dass die grossen Magenzellen feine Fortsätze durch die primäre Leibeshöhle hindurch senden, um sich mit diesen am Ektoderm zu befestigen (Fol). Ganz ähnliche, aber verzweigte Fortsätze der Entodermzellen finden sich nach Fol auch bei *Kowalevskia*, deren flimmern-

loser Magen je nach dem Grade der Füllung in seiner Gestalt variirt, wie auch der mit langen Cilien versehene Pylorustheil bald zu einer Röhre ausgezogen, bald als einfache runde Oeffnung erscheinen kann. Unter den Oikopleuren leitet sich eine Sonderung des Magens in zwei verschiedene Abschnitte ein. Der Oesophagus mündet dorsal in den hinteren Magenabschnitt ein (Fig. 2, Taf. VI). Rechts von diesem Cardialtheil findet sich eine tiefe, ringförmige Einkerbung (hier verläuft der ventral gerichtete Bogen des Hauptnervenstammes), durch welche der die ganze Breite des Thieres einnehmende Magen in eine rechte und linke Partie unvollkommen zerlegt wird. Der linke Theil entbehrt auf gewissen Strecken der Bewimperung und besitzt eine ventrale Reihe sehr grosser Drüsenzellen, welche firstförmig hervorspringt (Fig. 1, Taf. VI). Bei manchen Arten scheinen die Drüsenzellen über die ganze Seiten- und Vorderwand verbreitet zu sein (Fol). Chun homologisirt diesen Abschnitt mit der Leber von *Stegosoma* und *Megalocercus*. Der rechte Theil variirt in Form und Grösse und bildet mit seinem hinteren, ventralen Ende den Pylorus.

Bei *Stegosoma* (Fig. 8, Taf. I) erscheint der Magen durch eine Einkerbung vom Oesophagus scharf abgesetzt und bildet einen mässig umfangreichen Schlauch, der, allmählich sich erweiternd, gerade nach hinten verläuft. Sein Pylorusabschnitt ist ventralwärts gerichtet. Bei *Megalocercus* ist der voluminöse, mehrfach ausgebuchtete Magen nach vorn und ventral zu gekehrt.

Die Leber findet sich als ein scharf gesonderter Darmabschnitt nur bei den zwei letztgenannten Formen. Bei *Stegosoma* stellt sie ein seitlich stark zusammengedrücktes, im Profil dagegen ziemlich umfangreiches, fast dreikantig erscheinendes Gebilde dar, das vermittelst eines engen Leberganges in den linken Anfangstheil des Magens einmündet. Ueber den vorderen und ventralen Randsaum zieht sich eine Reihe sehr grosser Drüsenzellen, die von den anderen Elementen des einschichtigen Epithels sich scharf abheben. *Megalocercus* endlich ist durch einen sackförmigen, langen Leberschlauch ausgezeichnet, der links vom Magen liegt und sich ventral nach vorn zu erstreckt. An der ventralen Wand liegt eine Reihe ausserordentlich grosser Drüsenzellen (Chun). Ganz übereinstimmend mit *Stegosoma* scheint sich nach Langerhans (No. 36) *Oikopleura magna* zu verhalten, bei der der sog. Magen nur einen dem sonst einfachen Darmbogen aufsitzenden Blindsack darstellt.

Das Intestinum stellt stets eine mehr oder minder langgestreckte Röhre dar, die bei den verschiedenen Formen in mannigfacher Weise gekrümmt oder auch fast gerade gestreckt sein kann. Sehr ausgeprägt und Sförmig ist die Krümmung bei den Oikopleuren, bei welchen die dicke Wandung aus langen prismatischen Wimperzellen besteht. Auch bei den Fritillarien und *Appendicularia* bildet das Intestinum einen fast halbkreisförmigen, jedoch transversal gestellten Bogen, der in beiden Gattungen im einzelnen verschieden verläuft. Bei Fritillarien sind

die bewimperten Wandungen äusserst dünn und je nach der Menge der enthaltenen Nahrung collabirt oder, wenn das Intestinum zu einem umfangreichen Gebilde angeschwollen erscheint, straff ausgespannt. Bei *Megalocercus* und *Stegosoma* ist das Intestinum nur schwach gekrümmt und verläuft ventralwärts nach vorn zu.

Gegen den Pylorustheil des Magens ist das Intestinum meist ziemlich deutlich abgegrenzt, und auch gegen das Rectum zu setzt es sich häufig (Oikopleuren, *Megalocercus, Stegosoma, Appendicularia*) scharf ab. Dagegen scheint bei *Kowalevskia* eine solche hintere Grenze nicht zu bestehen, und Fol bezeichnet den gesammten, dem Magen folgenden Darmabschnitt als Rectum. Dieser ganze Abschnitt besteht aus einer Schicht Flimmerzellen, die eingebettete Fettkügelchen enthalten und, sowie die Magenzellen, durch verzweigte Fortsätze mit dem Ektoderm verbunden sind.

Das Rectum bildet den ventralen, nach vorn gerichteten Endtheil des Darmtractus. Es mündet bei allen Appendicularien meist nahe vor der Schwanzwurzel in der Medianebene oder ein wenig rechts von dieser (*Kowalevskia, Appendicularia,* Fritillarien) durch den After direct nach aussen. Häufig (Oikopleuren) liegt der After auf einer papillenförmigen Erhebung der Haut. In der Ruhe ist die Oeffnung sehr klein, beim Austritt der Fäces kann sie sich beträchtlich erweitern, doch fehlt jede besondere Muskulatur.

Im histologischen Bau stimmt häufig das Rectum mit dem Intestinum ganz überein (*Kowalevskia,* Fritillarien). Beträchtlichere Unterschiede scheinen besonders da zu bestehen, wo beide Darmabschnitte auch äusserlich scharf gesondert sind und namentlich das Hinterende des Rectums über die Einmündungsstelle des Intestinums mit einem blindsackförmigen Zipfel herausragt (*Megalocercus,* Oikopleuren, Fig. 1, Taf. VI). Das Rectum wird dann durch ein beträchtlich dünneres Wimperepithel gebildet. Bei *Appendicularia sicula* sollen nach Fol in der Wandung Leberzellen liegen, und auch dem Rectum der *Kowalevskia* ist dieser Forscher geneigt, die Function einer Leber zuzusprechen.

VII. Die Chorda.

Das Axialorgan des Schwanzes fällt schon bei schwacher Vergrösserung auf und wurde daher bereits von den ersten Untersuchern beobachtet. Mertens*) zeichnet die Chorda vollständig richtig, unterscheidet sie aber bei der Deutung nicht sicher von den seitlichen Muskelbändern. Auch die Angabe von Busch, dass der Schwanz seines *Eurycercus*

*) Mertens beschreibt eine starke, durch Querfasern ausgezeichnete „Mittelrippe" im Schwanze, die man gewöhnlich auf die Chorda bezieht. Aus der Beschreibung und den Abbildungen geht aber deutlich hervor, dass die Chorda nur der centrale Theil der „Mittelrippe" ist und dass unter diesem Namen Muskulatur und Chorda zusammengefasst wurden.

pellucidus von einem Rohre durchsetzt werde, das sich bis zum Darm erstrecke, kann wohl nur auf die Chorda bezogen werden. Dass es sich nicht um eine Röhre, sondern um ein solides Gebilde handle, haben Müller, Huxley und Leuckart dargethan, und schon der erste Forscher hat darauf hingewiesen, dass eine hohe Aehnlichkeit mit der Chorda der Cyclostomen bestehe. Auch Leuckart ist es aufgefallen, dass die Cyclostomen-Chorda, obwohl sie „in morphologischer Beziehung allerdings von dem Achsencylinder im Ruderschwanze unserer Ascidienlarven sehr weit verschieden ist, nichtsdestoweniger aber in Gestalt und Beschaffenheit und functioneller Bedeutung an denselben sich anschliesst" (No. 41, p. 83). Während diese Untersucher die Appendicularienchorda als einen festen, elastischen Stab aus homogener, durchsichtiger Masse auffassen, betrachtet sie Gegenbaur (No. 21) als eine mit Flüssigkeit prall gefüllte Röhre. Am genauesten sind die Angaben Fol's, der eine Chordamembran mit Kernen und die homogene Centralsubstanz richtig unterschieden hat.

Die Chorda nimmt stets die Axe des Schwanzes ein. Vorn reicht sie bis zum äussersten Ende desselben und füllt mit ihrem abgerundeten Ende die oben erwähnte grubenförmige Vertiefung des Hautepithels aus (Fig. 6, Taf. IV). Hinten endigt sie ein wenig zugespitzt, ohne das Schwanzende zu erreichen, meist noch vor den seitlichen Muskelplatten (Fig. 4, Taf. IV). Bei *Fritillaria formica* reicht sie hinten über die Muskeln hinaus. In der Mitte ihrer Länge ist sie meist am dicksten; besonders auffallend scheint das bei *Kowalevskia* zu sein. Nirgend habe ich die Chorda vollkommen kreiscylindrisch angetroffen, sondern stets sah ich — im Zusammenhange mit den in lateraler Richtung erfolgenden Schwanzkrümmungen — den Querschnitt elliptisch, die längere Axe dorso-ventral, die kürzere transversal gerichtet (Fig. 1 und 5, Taf. IV; Fig. 5, Taf. V).

Die Centralsubstanz ist glashell, durchsichtig, äusserst elastisch und von knorpelartiger Consistenz. Bei Zusatz von Essigsäure wird sie dunkel und undurchsichtig (Fol). Sie ist fast stets durchaus homogen, doch habe ich bei *Oikopleura cophocerca* in ihrem Vordertheil eine strangförmige Differenzirung verdichteter Substanz angetroffen, die vorn und hinten sich der Chordamembran verband.

Die Chordamembran, welche die Centralsubstanz allseitig umschliesst, ist meist zwar nur sehr dünn, doch stets sehr zäh und resistent. An der inneren Seite findet sich bei jüngeren Thieren noch ein continuirlicher Protoplasmabelag mit buckelförmigen, in die elastische Substanz vorspringenden Verdickungen, in denen je ein abgeflachter, linsenförmiger Kern liegt (Fig. 6, Taf. IV). Später liegen diese die Kerne führenden Plasmagruppen ganz isolirt, durch weitere, nur von der Membran gebildete Strecken voneinander getrennt. Es ist das eine Folge der Schrumpfung des Plasmas bei der Bildung der Membran und elastischen Substanz. Häufig sieht man bei diesem Process die linsenförmig ab-

geflachten Plasmakörper mit radiären, sternförmigen Fortsätzen versehen, so dass die Zellen amöbenähnliches Aussehen zeigen (Fig. 10, Taf. V). Ob, wie Rankin für *Fritillaria furcata* angiebt, um die linsenförmigen Kerne das Plasma vollkommen schwinden kann, so dass jene frei der Membran anhaften, scheint mir zweifelhaft zu sein. Umgekehrt behauptet Fol, dass häufig der Kern vollkommen schwinde, während das Plasma sternförmig werde, was aber bei den Oikopleuren und Fritillarien bestimmt nicht zutrifft. Zu prüfen wären nur die Verhältnisse bei *Fritillaria urticans* (Fig. 7, Taf. V), wo Fol an der Chordamembran sternförmige und verzweigte, rhizopodenähnliche Plasmakörper beschreibt, die in der That keinen centralen Kern zu besitzen scheinen. Doch ist es vielleicht auch möglich, dass es sich um ähnlich verzweigte Kerne handelt, wie sie von mir in den Muskelzellen nachgewiesen worden sind.

Die Zahl der der Membran anliegenden Chordakerne und Zellreste beträgt bei den Fritillarien nur etwa ein Dutzend. Bei den kleinen Oikopleuren schon ist sie bedeutend grösser, und bei den grossen Formen überschreitet sie wohl stark hundert.

Entwicklungsgeschichtlich wird die Chorda wahrscheinlich aus einer Zellreihe hervorgegangen sein. Das Aussehen des hinteren Chordaendes in jungen Fritillarien gestattet mit hoher Wahrscheinlichkeit eine solche Annahme. Am hintersten Ende besteht hier, sowie bei vielen Formen auch am vordersten, noch eine grössere terminale Chordazelle mit deutlichem, bläschenförmigem Kern. Weiter vorn liegen ein bis drei scheibenförmige Zellen, die die elastische Substanz quer durchsetzen und mit dem Randplasma verbunden sind (Fig. 6, Taf. V). Manchmal reicht die Zellscheibe nicht mehr durch die ganze Chordadicke, sondern erscheint nur auf einer Seite der Randschicht durch einen breiteren Basaltheil verschmolzen, während der andere Theil frei in der elastischen Substanz endigt. Es handelt sich hierbei fraglos um eine Einbeziehung der Chordazellen in die periphere Schicht, die überall im vorderen Schwanztheil bereits erfolgt ist und nur im hintersten Abschnitt beträchtlich später eintritt. Man wird demnach annehmen müssen, dass, ganz ähnlich wie bei den Ascidienlarven, die Absonderung der elastischen Chordasubstanz anfänglich zwischen den Zellen erfolge, so dass die Plasmakörper auf dünne Scheiben reducirt werden. Diese werden füglich in die periphere Rindenschicht, welche inzwischen die Chordamembran zur Entwicklung gebracht hat, einbezogen. Auch die protoplasmatische Rindenzone erfährt weiterhin noch einen verschiedenen Grad der Rückbildung.

VIII. Die Muskulatur.

1. Die Muskulatur des Ruderschwanzes.

Die Muskeln des Schwanzes bestehen aus zwei flachen Bändern, von denen das eine rechts, das andere links zwischen Chorda und ektodermalem Epithel an jeder Breitseite gelegen ist. Sie erstrecken sich fast durch die ganze Schwanzlänge. Vorn erreichen sie mit ihren ein

wenig verschmälerten Enden wohl nie das Chordaende; gewöhnlich endigt hier das rechte Band etwas hinter dem linken. Nach hinten zu werden sie sehr schmal und überragen stets (*Fritillaria formica* ausgenommen) die Chorda. Die Länge eines jeden Muskels bleibt also nur ganz unbeträchtlich hinter der des ganzen Schwanzes zurück. Dagegen ist die Breite stets eine sehr erheblich geringere, variirt aber bei den verschiedenen Arten nicht nur bezüglich der absoluten Grösse, sondern auch im Verhältniss zum Durchmesser der Chorda und der Breite des Schwanzes selbst. Bei fast allen Oikopleuren, auch bei *Megalocercus* beträgt die Breite der Muskelbänder mehr als $^1/_2$, bei den Fritillarien oft kaum $^1/_4$, bei *Kowalevskia tenuis* nur $^1/_7$ der Schwanzbreite. Bei *Stegosoma* erreicht sie 1,2 mm, bei *Megalocercus* sogar bis 3 mm. Die Dicke ist ausnahmslos gegenüber den anderen Dimensionen eine ganz unbedeutende Grösse.

Während die älteren Untersucher ein jedes Muskelband als ein durchaus einheitliches Gebilde auffassten, welches sich aus parallel verlaufenden und durch die ganze Länge continuirlich sich erstreckenden, quergestreiften Fibrillen zusammensetze, glaubte Langerhans jederseits zehn verschiedene Segmente annehmen zu müssen. Er fand nämlich, dass nach Behandlung mit 30—33 procentiger Kalilauge jedes Band in zehn Stücke zerfiele, deren Beziehungen zum Nervensystem bereits oben (p. 107) erörtert wurden. Van Beneden und Julin (No. 5, p. 393) haben später diese Angaben bestätigt und noch andere Reagentien (z. B. 20 procentige Salpetersäure) genannt, welche die gleiche Erscheinung hervorrufen sollten; auch beim Tode des Thieres könne eine Auflösung in die einzelnen Segmente eintreten. Ray Lankester (No. 39) beschrieb bei *Fritillaria furcata* sieben Muskelsegmente, die genau sieben Ganglien und ebensovielen Paaren motorischer Spinalnerven entsprechen sollten. Damit schien die Segmentation des Ruderschwanzes der Appendicularien fest begründet zu sein. Wie es sich aber mit der Zusammensetzung eines jeden Muskelbandes aus einzelnen Zellen verhalte, blieb unerörtert; stillschweigend wurde wohl stets vorausgesetzt, dass jedes „Segment" aus einer grösseren oder geringeren Anzahl Elementen bestehe. Hierüber sowie über den Bau der Muskelbänder haben die Untersuchungen Seeliger's Aufklärung gebracht, nachdem vorher schon Retzius (No. 47) einige wichtige Angaben über den feineren Bau der Muskelfasern gemacht hatte.

In jedem Muskelband lassen sich zwei Theile unterscheiden, ein äusserer (Sarcoplasma) und ein innerer (contractile Schicht). Die **contractile Schicht** wird durch die Elemente gebildet, die man früher kurzweg als quergestreifte Längsfibrillen beschrieben hat. Jede vermeintliche Fibrille ist ein sehr feines Doppelblatt, dessen Breite der transversalen Axe des Schwanzes parallel, also senkrecht zur Oberfläche steht (Fig. 5—8, Taf. IV) und dessen Länge sich durch das ganze Muskelband hindurch erstreckt. Retzius nennt jedes Doppelblatt „Muskelfäserchen". Jedes derselben besteht aus zwei dicht miteinander

verklebten Einzelblättern oder Lamellen, die sich gelegentlich, namentlich am äusseren Ende, voneinander ablösen (Fig. 8A). Bei der Betrachtung des Muskels von der Fläche aus erscheint die Verwachsungsstelle der beiden Einzelblätter als eine helle Längslinie (Fig. 8B), die bereits Retzius bemerkt hat und die ihm Veranlassung war, eine Zusammensetzung einer jeden Faser aus zwei nebeneinander liegenden Längsfibrillen zu vermuthen. Jede Lamelle setzt sich aus einer Schicht stark färbbarer Einzelkörperchen zusammen, die in regelmässigen Längs- und Querreihen angeordnet sind, also gewissermaassen aus parallel und regelmässig verlaufenden, quergestreiften Längsfibrillen. Da, wo die Lamellen nur sehr schmal sind (z. B. Fritillarien, Fig. 5, Taf. IV), besteht jede Querreihe aus sehr wenigen, vielleicht nur zwei Elementen, bei den grossen Oikopleuren dagegen aus zahlreichen (Fig. 8). Doch muss ich bekennen, dass ich auf den Querschnitten die feinsten Structurverhältnisse nicht in vollster Klarheit sah. In den Längsreihen sieht man bei der Betrachtung der Muskellamelle von der Kante aus je zwei Körperchen dicht hintereinander liegen, nur durch eine feine helle Querlinie getrennt, die Retzius der Hensen'schen Mittelscheibe vergleicht. Die Zwischensubstanz, die die Einzelkörperchen, resp. deren Gruppen zu einer Lamelle verbindet, ist hell und nur sehr schwach färbbar. Bisher sind in ihr weitere Zwischen- oder Nebenscheiben nicht beobachtet worden. Da die Elemente der zu einem Doppelblatt verbundenen Einzelblätter genau nebeneinander liegen, erscheinen bei Flächenansicht des Muskelbandes je vier Einzelkörperchen, nur durch ein feines helles Kreuz voneinander geschieden, zu einer Gruppe vereinigt (Fig. 8B, Taf. IV), die man früher als das Elementarkörperchen der quergestreiften Muskelfibrille der Appendicularien betrachtet hat und die Retzius den Querscheiben der Arthropoden für gleichwerthig hält. Die Doppelblätter sind voneinander durch eine helle, homogene Zwischensubstanz geschieden, die mir von dem oberflächlichen Sarcoplasma verschieden zu sein schien (Fig. 7 und 8, Taf. IV).

Der äussere Theil des Muskelbandes ist das **Sarcoplasma,** das sich als eine flächenhafte, an den Rändern stark verdünnte Schicht continuirlich über die contractile Substanz hinzieht. Es besteht aus „glänzenden, ovalen oder etwas unregelmässig geformten Körnchen, Sarcosomen, welche durch eine fast homogene oder fein gekörnte Substanz zusammengehalten werden" (Retzius).

Muskelkern und Muskelzelle. Im Sarcoplasma liegen die Muskelzellkerne. Auch bei den ausgebildeten Fritillarien lassen sich leicht in jedem Muskelband zehn hintereinander liegende, zu einer Reihe angeordnete Kerne nachweisen (Fig. 4, Taf. IV). Der hinterste bildet in der Regel noch eine etwas unregelmässige Platte, die erst durch wenige Perforationen siebförmig durchbrochen und als Zellkern unschwer zu erkennen ist (Fig. 3, Taf. V). Weiter vorn sind die Kerne zu einem complicirten Reticulum umgestaltet, ohne jedoch jemals miteinander zu ver-

schmelzen (Fig. 2, Taf. V). Ziemlich häufig zeigt sich das Reticulum schmetterlingsförmig, aus zwei nur durch wenige Verbindungsfäden vereinigten Hälften zusammengesetzt. Ganz ohne Grund hat Rankin diese Erscheinung auf Verschmelzung zweier ursprünglich getrennten Muskelzellkerne zurückgeführt. Jüngere Stadien (Fig. 1, Taf. V) würden ihn gelehrt haben, dass eine weiter vorgeschrittene Umbildung und Auflösung eines Kernes in ein flaches Gerüstwerk vorliegt. Die Kerne der rechten und linken Seite liegen meist nicht genau einander gegenüber. In alten Thieren trifft man sie mehrfach in seniler Degeneration und Resorption begriffen (Fig. 4, Taf. V).

Beweist schon die einreihige Anordnung der Kerne die Zusammensetzung jedes Muskelbandes aus zehn hintereinander liegenden Zellen, so lassen sich in jungen Thieren unschwer auch die Zellgrenzen noch nachweisen. Sie liegen an den beiden Seiten nicht genau einander gegenüber (Fig. 4, Taf. IV). In alten Thieren treten sie allerdings kaum noch sämmtlich gleichzeitig in ein und demselben Muskelband auf. Die „Fibrillen" erstrecken sich continuirlich durch alle Zellen hindurch und erst nach längerer Einwirkung von bestimmten Reagentien erfolgen Rupturen.

Die Lagebeziehungen der Caudalganglien zu den zehn Muskelzellen ersieht man aus Fig. 4, Taf. IV. Doch herrschen namentlich im hinteren Abschnitt nicht unbedeutende individuelle Verschiedenheiten. Sieht man von dem vordersten kleinen Ganglion (g_0) ab, so liegt im Bereiche der vier vordersten Muskelzellenpaare bei *Fritillaria furcata* je ein Ganglion. Untersucht man, wie es leider geschehen zu sein scheint, nur den vorderen Schwanztheil und deutet man die Muskelzelle, die Zellnatur verkennend, als „Segment", so kann man wohl dazu geführt werden, eine echte Segmentation des Fritillarienschwanzes anzunehmen (vgl. Fig. 1, Taf. V).

Bei den Oikopleuren erfahren die Muskelzellkerne eine noch weitgehendere Differenzirung, indem die flachen und netzförmigen Gerüstwerke, zu welchen sie umgebildet sind, sich ausdehnen und miteinander vereinigen, so dass füglich ein sich continuirlich durch das ganze Sarcoplasma einer Seite erstreckendes Reticulum gebildet wird, in welchem die ursprüngliche Kernzahl nicht mehr festzustellen ist. Retzius hat diese „baumförmige Zeichnung" im Sarcoplasma bereits gesehen und hielt es für möglich, dass sie mit Nervenendigungen im Zusammenhange stehe. Erst Seeliger hat in ihnen die umgebildeten Kerne erkannt, was Rankin kürzlich bestätigte.

So wie bei den Fritillarien treten nun aber auch bei den Oikopleuren in conservirten Exemplaren regelmässig gelagerte, quer verlaufende Linien auf, die ich — so wie es dort zweifellos ist — auch hier als Zellgrenzen deute. Die Muskellamellen können, wenn es auch nicht immer der Fall sein muss, an diesen Stellen unterbrochen sein, ziehen aber im lebenden Gewebe continuirlich durch die ganze Länge hindurch. Es geht doch nicht an, diese Trennungslinien einfach als

Kunstproducte zu betrachten, denn offenbar sind diese Stellen von vornherein gekennzeichnet. Wenn Lefevre und Rankin dies dennoch thun, so vermisst man, auch wenn der erstere in irgend einer Weise die Nerven dafür verantwortlich machen will, eine Erklärung für das gesetzmässige Auftreten der Querlinien und bestimmten Rupturstellen. Diese Erklärung ist aber dadurch gegeben, dass es sich um einfache Zellgrenzen handelt. Von besonderen trennenden Septis wird man, wie schon Ray Lankester mit Recht betont, nicht sprechen dürfen.

Ausser an den Zellgrenzen treten auch an verschiedenen anderen Stellen gelegentlich Rupturen auf, und es scheint, dass diese und jene von Lefevre und Rankin nicht auseinander gehalten worden sind. Ob diese Kunstproducte ausschliesslich durch die Wirkung der Reagentien hervorgerufen werden, ist mehr als zweifelhaft. In manchen Fällen scheint es sich um Knickungen und Zerrungen oder ähnliche Verletzungen zu handeln, die vielleicht beim Fange oder früher schon eingetreten sind. Zu Täuschungen können weiter auch die in seniler Degeneration begriffenen Muskelbänder Veranlassung geben. An verschiedenen, ganz unregelmässig vertheilten Stellen erscheint dann die Continuität der Fibrillen unterbrochen. Solche Stellen liegen manchmal nahe nebeneinander; sie erscheinen wie Querspalten des Muskelgewebes, die sich durch die ganze Breite oder auch nur über eine kurze Strecke des Muskelbandes ausdehnen.

In keiner Weise auf die Zellgrenzen zu beziehen sind auch die sog. Inselbildungen, das sind kreisähnliche oder längliche, allseitig isolirte Scheiben der contractilen Substanz. Die Ruptur verlief also nicht geradlinig und quer, sondern kreisförmig. Bei den alten, grossen Oikopleuren findet man sehr häufig solche Inselbildungen, und ich bin geneigt, sie weniger auf mechanische Läsion als auf senile Degeneration zurückzuführen. —

Bedeutung der Segmentation. Hält man die in diesem Abschnitt mitgetheilten Thatsachen mit dem zusammen, was im vierten Kapitel über das Nervensystem des Ruderschwanzes berichtet wurde, so wird man wohl kaum länger die Appendicularien als Organismen betrachten dürfen, die sich in einer genau den Vertebraten entsprechenden Weise aus einzelnen Segmenten zusammensetzen. Die vermeintliche Myomerie erweist sich in Wirklichkeit hervorgerufen durch die Anordnung einer geringen Anzahl Muskelzellen in einer Reihe. Jedes Myomer ist nur eine einzige riesige Muskelzelle, und es liegt nothwendig im Begriffe „Reihe“, dass dann jedes Element „segmental“ erscheinen muss. Ein Hinweis etwa darauf, dass auch beim *Amphioxus* eine jede Muskelzelle sich durch die ganze Länge eines wirklichen Segments hindurch erstrecke, wäre hier nichts weniger als auf dem Platze. Denn erstlich liegen hier zahlreiche Muskelzellen in jedem Segmente nebeneinander und zweitens entsteht entwicklungsgeschichtlich ein jedes Mesoderm-Segment jederseits als eine besondere Ausstülpung des Urdarms unter gleichzeitigem Auf-

treten einer enterocölen Leibeshöhle. Von all dem kann bei den Appendicularien keine Rede sein. Das Schwanzmesoderm stellt nur eine Zellreihe dar, zeigt niemals eine Sonderung in ein äusseres (Hautfaserblatt) und inneres Blatt, und niemals kommt es zur Bildung einer enterocölen Leibeshöhle.

Das Nervensystem des Schwanzes erweist sich durch eine Ganglienreihe ausgezeichnet. Die Zahl der Ganglien zeigt aber einmal beträchtliche individuelle Verschiedenheiten und steht zweitens in gar keiner Beziehung zu der der Muskelzellen. Ebensowenig erweist sich die Vertheilung der Ganglien auf die einzelnen Elemente der Muskelbänder als constant und regelmässig. Es hat daher schon Langerhans, der die Auffassung vom segmentalen Bau der Appendicularien begründete, die Ganglien zur Bestimmung der Segmentzahl nicht verwerthet, sondern auf gewisse „Spinalnerven" hingewiesen. Dass von dem mächtigen Hauptnervenstamm Nervenfaserstränge abgehen müssen, ist wohl selbstverständlich, denn es wäre sonst nicht einzusehen, weshalb er dann überhaupt vorhanden sein sollte. Zu untersuchen bleibt aber, inwieweit diese „Spinalnerven" auf eine Segmentation zu beziehen seien. Langerhans selbst schliesst alle von den Ganglien entspringenden und unregelmässig vertheilten Nerven aus und beschränkt sich auf acht motorische Paare. Es ist aber oben ausgeführt worden, dass diese letztere Angabe von keinem der späteren Beobachter bestätigt werden konnte, dass nicht einmal über den Ursprung und die Zahl der motorischen Nerven eine annähernde Uebereinstimmung herrscht und dass diese Nerven wahrscheinlich ebenfalls ziemlich unregelmässig vertheilt sein dürften.

Function der Schwanzmuskulatur. Die seitlichen Muskelbänder ertheilen dem ruderförmig flachgedrückten, durch den axialen, elastischen Chordastab gestützten Schwanze eine lebhafte, von vorn nach hinten zu wellenförmig vorschreitende Bewegung. Der Effect dieser Schwanzcontractionen ist ein sehr verschiedener, je nachdem das Thier nackt ist oder im Gehäuse ruht. Das nackte Thier wird durch die Schläge des Ruderschwanzes ziemlich rasch fortbewegt und zwar in der Weise, dass in der Regel das Hinterende des Rumpfes beim Schwimmen nach vorn gerichtet ist (Vogt). Die Geschwindigkeit der Bewegung ist von der Stärke der Muskulatur abhängig; wo diese besonders zart ist *(Fritillaria megachile)*, ist die Schwimmbewegung träg und langsam. Die zurückgelegte Bahn ist nach Lohmann keine Gerade, sondern eine Spirallinie. Während der Zeit der Muskelruhe sinkt der Körper, der specifisch schwerer ist als Wasser, nach abwärts; das hintere Rumpfende ist senkrecht nach unten, der gestreckte Schwanz nach oben gerichtet. Durch die Contractionen des Schwanzes wird der Rumpf zunächst in ganz enger Spirale nach oben und dann in weiteren Spiralen nach vorwärts geführt. Perioden ruhigen Niedersinkens und aufwärts gerichteter Bewegungen folgen einander in regelmässigem Wechsel (Lohmann). Neben der geraden Vorwärtsbewegung hat Fol bei *Kowalevskia tenuis* eine besondere

Bewegungsweise beschrieben. Alle drei bis vier Secunden erfolgt ein Schwanzschlag, der das Thier um 90° dreht, so dass nach vier Schlägen die ursprüngliche Lage gewonnen ist, ohne dass schliesslich eine Ortsveränderung eingetreten wäre.

Innerhalb des Gehäuses bewirkt die Schwanzthätigkeit nur eine ganz unbedeutende Vorwärtsbewegung des gesammten Thieres, während durch die Oeffnungen der Schale das zur Athmung und Ernährung erforderliche Wasser zum Ein- und Ausströmen gebracht wird. (Vgl. hierüber das oben p. 96 Mitgetheilte.) Die locomotorische Bedeutung der Muskulatur scheint daher beim ersten Anblick hier in den Hintergrund getreten zu sein, obwohl die Art und Weise der Muskelthätigkeit die gleichen geblieben sind.

2. Die Muskulatur im Rumpfe.

Bei *Megalocercus abyssorum* ist von Chun ein complicirtes Muskelfasersystem im Rumpfe beschrieben worden. Taf. I, Fig. 4 und 5, zeigt den Verlauf der hauptsächlichsten Bänder. Im Umkreise des Pharynx erscheinen die Muskeln besonders mächtig und zahlreich, auch unmittelbar beim Mundeingang finden sich circulär verlaufende Stränge. Es soll schwer fallen, im conservirten Zustande die einzelnen Faserzüge deutlich zu erkennen. Ueber den Ursprung dieses Systems ist nichts bekannt. Es dürfte aber wohl sehr zweifelhaft sein, ob hier ein besonderes, mesodermales Gebilde vorliegt, da bei den anderen Appendicularien freie Mesodermzellen im Rumpfabschnitt fehlen. Am wahrscheinlichsten ist es, dass die Muskeln besonders differenzirte Zellen des ektodermalen Hautepithels darstellen.

Eine eigenthümliche Muskulatur hat Eisen an seiner *Vexillaria speciosa* beschrieben. Hier sollen sich im vorderen Körperabschnitte strahlenförmige Muskelfaserbüschel finden (Fig. 9, Taf. II), die von der Innenseite des ektodermalen Hautepithels ausgehen. Auf einem kelchförmigen Basalstück sitzen eine Anzahl die Leibeshöhle durchsetzende contractile Fasern in fächerförmiger Anordnung und reichen mit ihren freien, zugespitzten Enden bis zu den Eingeweiden. Es könnte sich dabei vielleicht um ähnliche Gebilde handeln, die Fol bei *Kowalevskia* und *Appendicularia* als Fortsätze der Darmzellen gedeutet hat und die oben (p. 116) erwähnt wurden. Allerdings ist bei diesen eine Contractilität nicht wahrgenommen worden. Möglicherweise sind aber Eisen's Muskelfaserbüschel auch identisch mit den radiären Fasern der Leibeshöhlengallerte, die weiter unten behandelt werden sollen.

Im vorderen Körperabschnitt hat ferner Eisen ein Paar grosse, conische Muskeln aufgefunden, welche die *Vexillaria* mit dem Gehäuse verbinden sollen. Es könnten diese Muskeln, allerdings ist die Beschreibung nicht genügend klar, nur besonders differenzirte Ektodermzellen sein. Doch halte ich es für nicht unmöglich, dass bestimmte Structuren der inneren Gehäusefläche (vgl. oben p. 94) verkannt worden sind und zur Annahme besonderer Gehäusemuskeln Veranlassung gegeben haben.

Aehnlich dürften sich auch die von Sanders (No. 49) beschriebenen, längs gerichteten Muskelfibrillen des Rumpfes erklären. Die zitternden Bewegungen des Gehäuses lassen sich auch ohne Action besonderer Gehäusemuskeln befriedigend erklären (vgl. oben p. 96).

IX. Herz und Pericardium.

Das Herz und Pericardium der Appendicularien wurden schon von Mertens beobachtet und sind seither bei allen Formen, bei welchen gründlich darnach gesucht wurde, nachgewiesen worden. Nur *Kowalevskia* scheint sie nicht zu besitzen. Das Organ liegt stets in der Nähe des Darmcanals der ventralen Körperwand mehr oder minder nahe, bei den Fritillarien ventral vom Oesophagus und vorderen Magentheil, bei den Oikopleuren, *Appendicularia* und *Stegosoma* zwischen den Schlingen des Verdauungstractus suspendirt und zum Theil in die Region der Geschlechtsorgane hineinragend. Im wesentlichen stellt das Gebilde einen Schlauch dar, dessen dorsale Seite mehr oder minder stark abgeflacht und ventralwärts eingestülpt ist. So erscheint gewissermaassen eine doppelwandige Schale gebildet. Die ventrale, convex gekrümmte Wand bildet das Pericardium, die innere und dorsale das eigentliche Herz; das Lumen, das beide einschliessen, ist die Pericardialhöhle, während die Herzwand die Herzhöhle umgiebt. Die Pericardialhöhle bildet einen allseitig wohl abgeschlossenen Raum, die Herzhöhle dagegen ist nur ein Theil der primären Leibeshöhle. Bei den Fritillarien stellt die Herzwand eine sehr seichte rinnenförmige Einstülpung dar, die vom Oesophagus und Magen nur ganz unvollständig verschlossen wird und namentlich vorn und hinten mit der Leibeshöhle in weiter Communication steht (Fig. 10 und 11, Taf. VI). Bei den grösseren Oikopleuren ist die Einstülpung beträchtlich tiefer (Fig. 1, Taf. VI), doch bleiben auch hier die seitlich-dorsalen Ränder stets weit voneinander entfernt, und die weit offene Rinne wird nur durch den Verdauungstractus bedeckt. Ein besonderes, den dorsalen Verschluss besorgendes Epicardium fehlt also vollkommen, und es beweist das, dass dieses bei manchen Ascidien nachgewiesene Gebilde durchaus nicht als ein ursprünglicher Theil des Herzens angesehen werden darf.

Die Herzwand besteht aus einem sehr feinen Plattenepithel, das an der der Herzhöhle zugekehrten Seite quergestreifte, parallel verlaufende Fibrillen ausbildet. Bei Fritillarien erstrecken sich die letzteren quer von rechts nach links, bei den Oikopleuren, bei denen die beiden Ostien mehr seitlich liegen, in der Längsrichtung von vorn nach hinten. Bei den Fritillarien liegen die Kerne (Fig. 11, Taf. VI) rechts und links, fast alle zu je einer Längsreihe angeordnet. Sie wurden von Ray Lankester als *secondary corpuscles* bezeichnet und sollten keine echten Zellkerne sein, sondern erst spät auftretende secundäre Bildungen von unbekannter Bedeutung.

Das Pericardium ist ebenfalls ein sehr feines Plattenepithel und entbehrt der Fibrillen. Es wird von der Gallertschicht der Leibeshöhle

dicht umschlossen. Bei *Fritillaria* liegt rechts und links je eine ausserordentlich grosse Terminalzelle, deren Plasma sehr intensiv färbbar, deren Kern gross und bläschenförmig ist (Fig. 11, Taf. VI). Ray Lankester hat nur diese beiden Elemente im *Fritillaria*-Herzen erkannt und lässt dieses daher irrthümlicherweise von zwei Zellen gebildet sein. Offenbar sind die beiden Terminalzellen Drüsenzellen, und auch im Pericardium von *Oikopleura cophocerca* scheinen secretorische Elemente eingestreut zu sein. Die Drüsenzellen liegen der ventralen Körperhaut ausserordentlich nahe, doch konnte ich nicht nachweisen, dass sie sich dieser verbinden und nach aussen münden; immerhin aber scheint mir ihr Vorkommen im Pericardium sehr bemerkenswerth.

Die Contractionen des Herzens erfolgen überaus rasch, so schnell, dass man das Bild einer lebhaft undulirenden Membran gewinnt. Moss (No. 44, p. 299) zählte bei *Fritillaria furcata* ungefähr 250 Pulsschläge des Herzens in der Minute. Während die meisten Beobachter einen in ungleichmässigen Intervallen eintretenden Wechsel der Contractions- und Circulationsrichtung bemerkten, wie er bei allen anderen Tunicaten festgestellt ist, fand Hartmann (No. 22), dass die Contractionen des Herzens immer nur von hinten nach vorn vorschreiten und dass keine Umkehr des Blutstroms erfolge. Auch Joh. Müller (No. 45, p. 106) liess in den beiden Blutbahnen im Schwanze seiner *Vexillaria flabellum* stets in der gleichen Richtung das Blut kreisen: im „Bauchgefäss“ nach hinten, im „Rückengefäss“ nach vorn zu, in den Rumpf zurück.

X. Die Geschlechtsorgane.

Männliche und weibliche Geschlechtsorgane finden sich fast immer in ein und demselben Thiere im hintersten Theile des Rumpfabschnittes gelegen. Sie wurden bereits von Mertens richtig erkannt. Die Zahl der nicht hermaphroditischen Formen, die früher nicht ganz unbedeutend zu sein schien, hat allmählich eine Einschränkung erfahren, so dass gegenwärtig nur *Oikopleura dioica* für gonochoristisch gilt. Ein sexueller Dimorphismus besteht hier insofern, als die männlichen Thiere etwas kleiner sind als die weiblichen. Schon dann, wenn die Thiere erst die halbe Grösse des geschlechtsreifen Zustandes besitzen, lassen sich die Geschlechter an den Keimdrüsen unterscheiden.

Ovarium und Hoden können in jedem Thiere paarig, aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt (*Oikopleura rufescens, Fritillaria urticans*), oder auch unpaar sein (die meisten Fritillarien, *Kowalevskia*). Häufig ist der Hoden paarig, das Ovarium aber unpaar (viele Oikopleuren, *Stegosoma, Appendicularia sicula*).

Die Zwitterorgane entwickeln sich aus einer gemeinsamen Anlage. Diese ist vielzellig und erscheint wie eine Art Syncytium ohne deutliche Zellgrenzen (Lee). Nach Fol entwickeln sich peripherische, zahnförmige Fortsätze, welche sich zu feinen, fadenförmigen Ausläufern verlängern

und die Keimdrüsenanlage an der Leibeswand befestigen. Später erfolgt eine Sonderung des Zellhaufens in Hoden und Ovarium (Fig. 9, Taf. VI).

1. Der Hoden.

Ueber die feineren Vorgänge bei der Umbildung des indifferenten Zellhaufens zum Hoden ist nur wenig bekannt. Das reife Organ bildet ein oder zwei sehr umfangreiche, meist schlauchförmig gestreckte Gebilde, deren Lagerung im Verhältniss zum Darmcanal für die verschiedenen Arten characteristisch ist. An der Aussenseite findet sich ein dünnes, doch ziemlich resistentes Plattenepithel, in welchem häufig die Zellgrenzen nicht mehr nachweisbar sind, so dass es membranartig erscheint. Durch fadenförmige Fortsätze ist es häufig am Ektoderm und auch am Darmcanal befestigt. Zuweilen kann der Hodenschlauch durch ein oder zwei besondere, aus Zellen bestehende Filamente mit der Leibeswand verbunden sein, die möglicherweise die Austrittsstellen der reifen Spermatozoen bestimmen (Fritillarien). Auch bei verschiedenen anderen Formen (*Stegosoma*, manchen Oikopleuren) verwächst die Hodenwand an einer bestimmten Stelle mit der Leibeswand zur Bildung eines nach aussen führenden Ganges, der als eine Art Samenleiter bezeichnet werden kann. Doch scheint die Perforation nur zur Zeit der Spermareife zu bestehen. Es entleeren sich aber die Spermatozoen nicht nur direct nach aussen, sondern nach mehrfacher Dehiscenz der Hodenmembran gelangen sie zum grossen Theil auch in die Leibeshöhle, werden in den Blutstrom einbezogen und an die verschiedensten Körperstellen bis in die hinterste Schwanzspitze geführt. Sie gelangen dann erst durch später auftretende Rupturen der Leibeswand nach aussen.

Der gesammte Hodeninhalt scheint bei den meisten Formen ziemlich gleichzeitig seine Umbildung zu reifen, befruchtungsfähigen Spermatozoen vollendet zu haben und dann mit einem Male sich zu entleeren. Da weiter kein keimfähiges Material vorhanden ist, schwindet der Hoden dann oft vollständig und stellt also kein perennirendes Organ dar. Die reifen Spermatozoen zeigen die bekannte Form von Geisselzellen und ähneln denen des Menschen nicht unbeträchtlich (Fig. 12, Taf. VI). Bei *Oikopleura dioica* beträgt die ganze Zelllänge 0,015 mm.

In den Jugendformen farblos, erhalten die Hoden manchmal im geschlechtsreifen Zustand lebhaftere Färbungen. So erscheint bei *Oikopleura dioica* der unpaare, grosse Hoden in dunklem ockergelb.

Bei allen Zwitterformen tritt die männliche Geschlechtsreife vor der weiblichen ein. Bei *Kowalevskia* soll dieser Zeitunterschied nur wenige Minuten betragen, und da Spermatozoen und Eier hier in die Leibeshöhle entleert werden, könnte die Selbstbefruchtung kaum sicher vermieden werden. Auch bei *Fritillaria furcata* habe ich reife Eier und entleerte Spermatozoen gleichzeitig in der Leibeshöhle des Elternthieres angetroffen. Meistens sind aber die Spermatozoen bereits sämmtlich entfernt, wenn die Eier reif geworden sind, so dass dann ausserhalb des mütterlichen Körpers eine fremde Befruchtung eintreten wird.

2. Das Ovarium.

Die Entwicklung des gleichartigen Zellhaufens zum Ovarium ist durch Lee (No. 40) und Davidoff (No. 10) in übereinstimmender Weise für *Fritillaria furcata* beschrieben worden. Zunächst sondert sich ein kubisches äusseres Epithel und eine nur aus wenigen Zellen (Ooblasten) bestehende Innenmasse (Fig. 9, Taf. VI). Während das erstere allmählich zu einem ganz zarten und dünnen Follikel wird, schwinden die Grenzen der Ooblasten und die grossen Kerne (Karyoblasten) liegen in einer feingekörnten, gleichartigen Plasmamasse. Jeder Kern schnürt eine Anzahl mit ein bis zwei Chromatinkörnern versehene Knospen (Nucleogemmen) ab, die peripher zu wandern und dort das äussere, vollkommen abgeflachte Follikelepithel hervorwölben. Jede periphere Nucleogemme umgiebt sich mit Plasma und wird zur Eizelle, während der vorgewölbte Theil des Epithels sie vollständig umhüllt und den Eifollikel darstellt, nachdem sich das Ei vom Syncytium vollständig abgelöst hat. Nach und nach verwandeln sich in der gleichen Weise die übrigen Kerne und das Plasma zu Eiern; nur ein kleiner Theil scheint diese Entwicklung nicht einzugehen und der Resorption zu verfallen. — Davidoff vergleicht auf Grund dieser Vorgänge das Ascidienei nicht mit dem Ei der Appendicularien, sondern mit den Ooblasten der letzteren (?). Testazellen fehlen dem Appendicularienei, und auch das Follikelepithel, das sich allerdings nur aus sehr wenigen, kaum fünf, Zellen bildete, scheint bald nach der Ablösung der Eier zu schwinden oder sich wenigstens in eine homogene, structurlose Membran zu verwandeln.

Fig. 11.

Querschnitt durch ein fast reifes Ovarium von *Fritillaria furcata* (nach Lee). $^{150}/_{1}$. Peripher eine Anzahl abgelöster, vom Follikel umhüllter Eier. Central das Syncytium mit Karyoblasten.

Die reifen Eier sind überall sehr klein. Bei *Fritillaria furcata* messen sie 0,046 mm, besitzen ein sehr grosses Keimbläschen und einen radiär gestreiften Plasmakörper (Fig. 13, Taf. VI); nach ihrer Ablage sollen sie nackt erscheinen.

Das reife Ovarium variirt bei den verschiedenen Gattungen beträchtlich in seiner Form und Lage. Stets bildet es ein verhältnissmässig sehr umfangreiches Organ, das häufig schon mit blossem Auge sichtbar ist und zuweilen die Körperwand bruchsackartig nach aussen hervorwölbt. Da, wo die männliche Geschlechtsreife längere Zeit vorher stattgefunden hat, kann zur Zeit der Eireife der Hoden bereits vollkommen rückgebildet sein, und das Thier erscheint als Weibchen *(Megalocercus)*. —

Die Eier werden in die mütterliche Leibeshöhle entleert, wo sie dann in der Regel noch etwas wachsen und die vollständige Reife erlangen. Nach Dehiscenz der Leibeswand gelangen sie nach aussen, wo wohl fast immer erst die Befruchtung erfolgt. Während die Ejaculation des reifen Spermas das Leben des Thieres nicht gefährdete, scheint der Austritt der reifen Eier überall den Tod des Mutterthieres herbeizuführen, und die Rupturen der Leibeswand schliessen sich nicht mehr.

Bei manchen Formen scheint schon während des Beginns der Geschlechtsreife, noch bevor der Hoden seine volle Reife gewonnen hat, eine Atrophie des Elternthieres sich einzuleiten. Bei *Stegosoma* betrifft sie die gesammte vordere Rumpfhälfte, die als ein unansehnlicher Anhang dem durch verdickte Wandungen ausgezeichneten Hinterabschnitt anhaften kann. Doch bleibt dort noch der Endostyl erhalten, wie auch der gesammte Verdauungstractus sich wohl entwickelt erweist. Gewöhnlich aber beginnt erst nach dem Ausstossen der Spermatozoen die Rückbildung, die sich auf alle Organe, mit Ausnahme der Schwanzmuskulatur und natürlich des Ovariums, erstrecken kann, bei den verschiedenen Formen aber einen sehr verschiedenen Grad erreicht. Bei *Oikopleura rufescens* schreitet während der kurzen Reifungszeit des Ovariums die Atrophie des Mutterthieres so weit vor, dass häufig erst nach dem Tode des letzteren der Austritt der Eier erfolgt (Fol). —

Die Zeit der Geschlechtsreife scheint für die meisten Arten in die Wintermonate zu fallen. In Neapel ist *Oikopleura cophocerca* und *Fritillaria* sp. (?) im Januar reif (Lo Bianco). Chun fand die erstere Form dagegen im ganzen Sommer in der Tiefe „in allen Stadien der Geschlechtsreife". *Kowalevskia tenuis* wurde in Messina Mitte April bis Juni in jungen Stadien und auch geschlechtsreif beobachtet (Fol); *Megalocercus abyssorum* im October (Chun), doch fanden sich neben einem geschlechtsreifen auch jüngere, noch unreife Thiere.

XI. Das Mesenchym.

Freie, als Blutzellen flottirende oder zu einem Bindegewebe vereinigte Mesenchymzellen fehlen weitaus den meisten Appendicularien. Blutkügelchen sind zwar bereits von Mertens und Joh. Müller beschrieben worden, aber eine Reihe vortrefflicher Beobachter hat das Vorhandensein von Blutzellen in Abrede gestellt. Es scheinen sich die positiven Angaben daraus zu erklären, dass gelegentlich im Blute einzellige Parasiten in grösserer Zahl auftreten, die mit echten Blutkörperchen verwechselt worden sind.

Sicher festgestellt ist das Vorkommen von Mesenchymzellen nur im Schwanze von *Oikopleura cophocerca*. Hier liegt im mittleren und hinteren Abschnitt auf der Ventralseite ein sehr langgestreckter Zellhaufen in die Gallerte der Leibeshöhle eingebettet. Häufig erscheint der Haufen in zwei hintereinander liegende aufgelöst, von denen der hintere in der

vorderen Hälfte des letzten Schwanzviertels sich ausbreitet, der vordere, durch einen ziemlich weiten Zwischenraum von jenem getrennt, bis zur Schwanzmitte reicht. Auch vereinzelte Zellen können daneben vorkommen.

Die Zellen liegen meist in zwei einfachen oder Doppelreihen übereinander, einer dorsalen und einer ventralen (Fig. 5, Taf. V). Zwischen ihnen selbst und auch dorsal und ventral von ihnen strömt das Blut in weiten Lacunen. Sie werden durch die Gallerte in fester Lage gehalten und bilden allerdings nur unvollständige Scheidewände der verschiedenen ventralen Bluträume. Im hintersten Schwanztheil und auch an anderen Stellen weiter vorn findet sich aber häufig nur eine Reihe Mesenchymzellen.

Die Zellen besitzen variable Formen. Häufig sind sie in dorsoventraler Richtung abgeflacht und zeigen auch manchmal pseudopodienartige Fortsätze, welche bis an die contractile Schicht der seitlichen Muskelbänder, wohl aber nie, wie Fol angiebt, bis zur ektodermalen Schwanzwandung reichen. Der Zellkörper enthält eine sehr grosse oder auch mehrere kleine, helle Vacuolen, und das Plasma zeigt in letzterem Falle ein grob-schaumiges Aussehen. Der grosse bläschenförmige Kern liegt excentrisch innerhalb einer verdickten Stelle des wandständigen Plasmas.

In etwas jüngeren Thieren sind die Zellen stärker abgerundet und noch plasmareicher, da die Vacuolisirung erst weniger weit vorgeschritten ist. In den jüngsten Oikopleuren sollen nach Fol diese Zellen noch vollständig fehlen und erst später, zunächst in sehr kleiner Anzahl, auftreten. Offenbar aber müssen stets an diesen Stellen Mesodermzellen vorhanden sein, aus welchen jene Elemente hervorgehen. In der That sieht man denn auch später noch zwischen den grossen, vacuolisirten Zellen kleine runde, zum Theil in Vermehrung begriffene, die wohl als die Mutterzellen jener zu deuten sind.

Die Bedeutung des Zellhaufens ist unbekannt. Vielleicht entsteht er aus dem ursprünglichen, ventralen, im Schwanzabschnitte gelegenen Streifen des Urdarms, der weder bei der Chorda- noch Muskelbänderbildung Verwendung findet. Wenn auch Fol ausdrücklich erwähnt, dass die Zellen erst nach Vollendung der Larvenentwicklung auftreten, wird doch an einen Parasitismus hier nicht gedacht werden können, da die Lage stets eine ganz constante ist. Erst durch die Kenntniss der ontogenetischen Entwicklung wird man vollständige Aufklärung zu erhalten erwarten dürfen.

Bei *Oikopleura Chamissonis* hat Mertens an der linken Schwanzseite einen „zellig-blasenförmigen Canal“ beschrieben, der wahrscheinlich mit Luft gefüllt und für die Schwimmbewegung von Bedeutung sei. Spätere Beobachter haben diesen luftführenden Canal nicht wiedergefunden. Fol ist der Meinung, dass es sich hierbei um ein ganz ähnliches Mesenchymgebilde handele wie bei *Oikopleura cophocerca*. Mertens' Abbildungen lassen es aber vielleicht wahrscheinlicher erscheinen, dass jener Canal nur eine der grossen Längsblutbahnen des Schwanzes bedeute.

Vielleicht liegen auch die rothen Pigmente, die Hartmann im Schwanze seiner *Oikopleura Malmii* beschreibt (vgl. oben p. 89), in besonderen Pigmentzellen, die als Mesenchym zu betrachten wären. Leider ist die Darstellung zu ungenügend, um darüber Klarheit gewinnen zu lassen.

Ferner sollen auch im Schwanzende der *Althoffia* zwei Reihen Mesenchymzellen (eine dorsale und eine ventrale) vorhanden sein (Lohmann).

XII. Primäre Leibeshöhle und Blutbahnen.

Der weite Abschnitt der primären Leibeshöhle, der im hinteren Rumpftheil zwischen der ektodermalen Leibeswand und dem Darmcanal besteht, wird zum allergrössten Theil von den Geschlechtsorganen ausgefüllt. Fol bezeichnet ihn, vielleicht nicht sehr passend, als Geschlechtshöhle, *cavité génitale*. Weiter vorn bestehen namentlich ventral und dorsal vom Darmtractus etwas umfangreichere Theile der primären Leibeshöhle (Fig. 1, Taf. VI), während ganz vorn der Kiemendarm allseitig von dieser letzteren umgeben ist (Fig. 1, Taf. IV; Textfigur 1, p. 85). Im Ruderschwanz ist die Leibeshöhle in einen dorsalen und ventralen, durch die Chorda getrennten Theil gesondert. Am hintersten Schwanzende gehen beide ineinander über, vorn münden sie in die ventrale Rumpfhöhle.

Die Leibeshöhle ist zum grössten Theil von Gallerte erfüllt, über deren chemische Beschaffenheit gar nichts, über deren Structur nur wenig bekannt ist. Bei dem Mangel von besonderen Mesenchymzellen kann die Gallerte nur von einem der beiden primären Keimblätter ausgeschieden worden sein. Ich finde sie, wie Fol, bei den grösseren Formen niemals homogen, sondern von überaus zahlreichen, meist senkrecht zur Oberfläche gestellten Radiärfasern*) durchsetzt (Fig. 1, Taf. IV). Diese spannen sich wie Trabekel zwischen den verschiedenen Organen aus. Ob ihnen eine gewisse Contractilität zukommt, kann ich nicht angeben, möchte aber doch glauben, dass sie bei *Vexillaria speciosa* zur Annahme einer besonderen Art Rumpfmuskeln möglicherweise Veranlassung gegeben haben (vgl. oben p. 126). Sehr resistent und besonders zäh dürfte die Gallerte wohl kaum sein, denn die reifen, in die Leibeshöhle entleerten Spermatozoen können in sie eintreten und sich in ihr bewegen *(Fritillaria furcata, Stegosoma)*.

An bestimmten Stellen fehlt die Gallerte, und es findet sich dort nur die helle, farblose, in sehr seltenen Fällen gefärbte Blutflüssigkeit. So besitzen z. B. einige Exemplare von *Oikopleura dioica* purpurfarbenes Blut (vgl. oben p. 90), und es soll die Färbung nicht von einzelnen sichtbaren, suspendirten Pigmentkörperchen herrühren, sondern die Flüssigkeit erscheint homogenfarben. Auch Mertens erwähnt roth gefärbte

*) Die Möglichkeit, dass diese nur in conservirten Exemplaren nachgewiesenen Fasern Kunstproducte seien, die bei der Gerinnung der Gallertsubstanz entstehen, ist allerdings, wie schon Fol erwähnt, nicht vollkommen ausgeschlossen, wenn freilich auch nicht sehr wahrscheinlich.

Venen, doch ist nicht ersichtlich, ob damit eine Färbung der Blutflüssigkeit gemeint sei. Der Mangel von Blutkörperchen und die farblose Beschaffenheit der Flüssigkeit erschweren ausserordentlich die Beobachtung des Kreislaufes, die eigentlich nur dann möglich wird, wenn kleine parasitische Organismen oder Geschlechtszellen suspendirt sind. Dann lässt sich feststellen, dass besondere Blutbahnen vorhanden sind, in welchen die Strömung besonders lebhaft vor sich geht, obwohl auch an allen möglichen anderen Stellen das Blut zwischen den Trabekeln der Gallerte hindurchsickern kann.

Die Hauptblutbahnen sind einfache Lückenräume der primären Leibeshöhle und entbehren eigener endothelialer Wandungen. Fol unterschied folgende Bahnen:

1. ventrale, mediane Längsbahn um den Endostyl;
2. zwei bogenförmige, den Pharynxeingang umgreifende Bahnen, die auswärts vom Flimmerbogen hinziehen;
3. dorsaler, in der Medianebene verlaufender Längssinus, der sich vom Ganglion bis zu den Geschlechtsorganen erstreckt;
4. bogenförmig um den Darmtractus und die Geschlechtsorgane verlaufender Sinus;
5. zwei Blutbahnen im Schwanze, die eine ventral, die andere dorsal von der Chorda verlaufend, am Hinterende miteinander verbunden.

Strömt das Blut vorn aus dem Herzen aus, so verfolgt es der Reihe nach die Bahnen 1, 2, 3 und 4, tritt dann in den ventralen Schwanzsinus ein, den es bis zum Hinterende durchsetzt, um auf der Rückenseite des Schwanzes nach vorn zu fliessen und wieder zum Herzen zu gelangen. Contrahirt sich die Herzmuskulatur in der umgekehrten Richtung, so kehrt auch der Blutstrom sich um, fliesst hinten aus der Herzhöhle heraus und gelangt zuerst in den dorsalen Blutsinus des Schwanzes.

Bei *Kowalevskia,* der das pulsirende Centralgefäss fehlt, wird nach Fol das Blut in Bewegung versetzt, wenn die Schwanzmuskulatur sich contrahirt. Der Blutstrom steht still, so oft die Thätigkeit des Ruderschwanzes erlahmt.

Die ontogenetische Entwicklung der Appendicularien ist so gut wie völlig unbekannt. Das Wenige, was bisher darüber veröffentlicht worden ist, habe ich bei den betreffenden Organen vorgebracht. Die bisherigen Beobachtungen erstrecken sich auf die Bildung des Gehäuses (vgl. oben p. 95), die Entstehung der beiden Spiracula am Kiemendarm (oben p. 112) und die Entwicklung der Geschlechtsorgane, im besonderen des Ovariums, aus einer bereits vielzelligen Anlage (vgl. oben p. 128 und 130).

Fol, der noch weitere Einzelheiten beobachtet zu haben scheint, bemerkt, dass die Appendicularien-Entwicklung in nichts von der der Ascidien abweiche. Die ausserordentlich kleinen und schwer zu beschaffenden Eier

seien aber für die Untersuchung sehr ungünstige Objecte. So wünschenswerth es an sich auch wäre, über die Entwicklung dieser Thiergruppe Aufschluss zu erhalten, so darf man doch, wie ich meine, nicht erwarten, dadurch wesentlich neue Gesichtspuncte für die Beurtheilung der Organisation und Stellung der Appendicularien zu gewinnen. Gestattet einmal schon die wohl durchgearbeitete Embryonalentwicklung der Ascidien Rückschlüsse auf die der Appendicularien, so ist andererseits auch die Organisation dieser letzteren in vieler Beziehung so ausserordentlich einfach, dass der Verlauf der ontogenetischen Entwicklung in den wesentlichen Zügen sich ziemlich sicher voraussagen lässt. So erlaubt der Bau des Ruderschwanzes den sicheren Schluss, dass weder Mesoblastfalten noch eine enterocöle Leibeshöhle auf irgend einem Entwicklungsstadium auftreten können.

XIII. Das System.

I. Klasse der Tunicata. Copelata, Appendicularia.

Atremata Lahille 1887.

Körper in Rumpf und Schwanz scharf gegliedert; beide Abschnitte bilateral symmetrisch, doch der Schwanz um 90° so gedreht, dass seine Rückenseite links, die Ventralseite rechts liegt. Dorsaler, medianer Hauptnervenstamm, durch gesammten Körper sich erstreckend, vorn im grossen Gehirnganglion endigend, im Schwanz mit einer wechselnden Zahl Caudalganglien versehen. Neben dem Gehirn eine Otolithenblase und eine in den vorderen Kiemendarm geöffnete Flimmergrube vorhanden. Darmtractus auf den Rumpf beschränkt, in Kiemendarm und Verdauungscanal gesondert. Kiemendarm mit zwei seitlich-ventralen, direct nach aussen führenden Spiraculis. After median-ventral gelegen, direct nach aussen mündend. Schwanzaxe von der Chorda durchsetzt, seitlich von ihr je ein breites Längsmuskelband. Muskulatur im Rumpf meist fehlend. Herz mit Pericardium ventral beim Verdauungstractus gelegen; das Blut strömt in Lacunenräumen der primären Leibeshöhle, die endothelialer Wandungen vollkommen entbehren. Geschlechtsorgane im hinteren Rumpfabschnitt gelegen, fast ausnahmslos Zwitterorgane. Männliche Geschlechtsreife geht der weiblichen voraus.

I. Ordnung. Archipneusta Lahille 1888.

Copelata Haeckel 1866; Perennichordata Balfour 1881; Larvacea Herdman 1882.

Diese einzige Ordnung der Appendicularien besitzt alle Merkmale, die oben für die ganze Klasse angeführt wurden. Die Gliederung in zwei Unterordnungen, die Lahille 1887 eingeführt hat, scheint mir überflüssig zu sein, da sich dieselben genau mit den beiden einzigen Familien decken und die Theilung einer Ordnung direct in Familien, ohne Vermittelung von Unterordnungen, sehr wohl angeht. Die beiden

Familien der Archipneusten bilden scharf und deutlich voneinander abgegrenzte Gruppen und besitzen keine verbindenden Zwischenformen.

Die Ordnung umfasst neun Gattungen und 34 Arten, von welch' letzteren allerdings fünf unsicher sind.

1. Familie. Appendicularidae Bronn 1862, Lahille 1887.

Die Eigenthümlichkeit dieser Familie besteht in dem wohlentwickelten Kiemendarm, in welchem ein Endostyl, Flimmerbogen und fast stets ein ventrales Flimmerband zur Ausbildung gelangen. Ferner sind Pericardium und Herz überall entwickelt. Es gehören hierher weitaus die meisten aller bekannten Formen. Schon Fol hat die hier erwähnten Verhältnisse der Organisation hervorgehoben und daraufhin im Jahre 1872 den Tribus der *„Endostylés"* gegründet, der damals allerdings nur zwei Genera umfassen konnte. Seither sind zahlreiche Gattungen hinzugekommen, die, wie mir scheinen will, in dem nicht immer ganz gerechtfertigten Bestreben, womöglich neue Genera zu schaffen und nicht mit neuen Species sich zu begnügen, aufgestellt worden sind. Vielleicht wäre es manchmal besser gewesen, die neue Form einem bereits bekannten Genus einzuordnen, als ein neues zu schaffen. Jedenfalls zeigen gewisse Genera eine Anzahl gemeinsamer Merkmale und zu einander innigere Beziehungen, so dass es mir gerechtfertigt erscheint, zwei Unterfamilien aufzustellen, von denen die eine allerdings nur eine Gattung enthält.

1. Subfamilie. Appendicularinae Seeliger 1895.

Schwanzabschnitt mindestens doppelt so lang als der Rumpf und viermal so lang als breit. Ektodermale Leibeswand ohne Kapuze, nur bei *Oikopleura velifera* mit dorsaler Hautduplicatur (Velum) versehen, die jedoch vom Gehäuse überdeckt wird. Wahrscheinlich überall ein wirkliches Gehäuse vorhanden, obwohl bisher zahlreiche Formen nur nackt beobachtet worden sind. Endostyl mehr oder minder umfangreich und gerade gestreckt, besteht aus mindestens vier Zellreihen. Verdauungstractus stets sehr umfangreich, weit in den hinteren Rumpfabschnitt hineinreichend. Muskelbänder des Schwanzes verhältnissmässig breit, meist über $^1/_2$, selten nur $^1/_3$, kaum noch weniger der gesammten Schwanzbreite betragend.

Die Subfamilie enthält sieben Gattungen.

1. Gattung*). *Oikopleura* Mertens 1831, Fol 1872.
(Vgl. Taf. I, Fig. 6 und 7.)

Rumpf eiförmig, ohne Falten; nur bei *Oikopleura velifera* dorsales Velum und kleine, ventrale Hautduplicatur hinter dem Endostyl. Schwanz

*) Ich acceptire hier die Gattungsbezeichnungen *Oikopleura, Appendicularia* und *Fritillaria* genau in dem von Fol gebrauchten Sinne, ohne Rücksicht auf ältere Prioritätsansprüche. Fol hat zuerst eine scharfe Abgrenzung der Genera gegeben, und es scheint mir nur recht und billig, dass dies durch Annahme seiner Benennungen anerkannt werde.

$2^1/_2$—$4^1/_2$ mal so lang als der Rumpf, $4^1/_2$—6 mal so lang als breit. Die grössten Formen *(Oikopleura cophocerca, Oik. magna* und *Oik. Malmii)* erreichen eine Gesammtlänge von 11—16 mm. Gehäuse wohl entwickelt, den Körper um ein mehrfaches an Grösse übertreffend, meist weich und schleimig. Mundöffnung mit ventraler Lippe. Kiemendarm mit zwei geräumigen Spiraculargängen; Endostyl gerade gestreckt, mindestens aus vier Zellreihen bestehend. Verdauungstractus sehr mächtig entwickelt. Oesophagus bogenförmig, mündet in dorsales Hinterende des Magens. Dieser erstreckt sich durch die ganze Rumpfbreite, unvollständig getheilt in linken Leberabschnitt und rechten Magen- und Pylorustheil. Intestinum und Rectum langgestreckt. Schwanzmuskulatur über $^1/_2$ der Schwanzbreite, bei *Oikopleura dioica* nur etwa $^1/_3$. Herz ventral zwischen den Schlingen des Darmcanals; Herzwand mit Längsfibrillen. Geschlechtsorgane sehr umfangreich im hintersten Rumpfabschnitt; nur *Oikopleura dioica* getrennt geschlechtlich. Ovarium unpaar (bei *Oikopleura rufescens* paarig), in der Medianebene gelegen; seitlich davon die paarigen Hoden. Die Männchen von *Oik. dioica* besitzen einen mächtigen, unpaaren Hoden.

Von diesem Genus wurden 14 Species beschrieben, ausserdem noch drei weitere, unsicher bestimmte.

2. Gattung. *Appendicularia* Fol 1874. (Vgl. Taf. I, Fig. 1 und 2.)

Rumpf kurz, im vorderen Theile comprimirt, im hinteren angeschwollen. Schwanz zwei- bis dreimal so lang als der Rumpf. Gehäuse wohlentwickelt, länglichrund, mehr als zweimal so lang wie das Thier. Leibeswand ohne kapuzenförmige Faltung. Die das Gehäuse secernirenden Drüsenzellen bilden eine hufeisenförmige, vom Rücken über die Seiten des Pharynx sich erstreckende Querzone. Endostyl ziemlich gerade gestreckt, mit vorderen Wimperbüscheln. Drei ventrale Wimperstreifen (zwei laterale, ein medianer) führen von den Kiemenspalten zum Oesophagus. Oesophagus horizontal gelagert, nach links gebogen; Magen oval, durch spitze Fortsätze der grossen Entodermzellen am Ektoderm befestigt. Intestinum nach rechts gerichtet, bogenförmig das Rectum umgebend und in dessen rechte Seite mündend. Rectum birnförmig; Anus ein wenig rechts vor der Schwanzwurzel. Herz zwischen Magen, Rectum und Geschlechtsorganen suspendirt. Ovarium rund, dorsal in der Medianebene gelegen. Hoden hufeisenförmig von hinten her das Ovarium umgebend, den Gipfel des Rectums bedeckend.

Nur eine Species *(Appendicularia sicula)* im Hafen von Messina im Mai in ungefähr zehn Exemplaren gefangen; Atlantischer Ocean (Lohmann).

3. Gattung. *Vexillaria* (Joh. Müller 1846) Eisen 1874.

Müller's Darstellung ist so ungenügend, dass sich die Form nicht wieder bestimmen lässt. Die Organisation wurde so wenig erkannt, dass es anfänglich unmöglich war, das Thier in irgend eine bekannte Klasse einzuordnen. Doch sehr bald darauf bestimmte Müller seine *Vexillaria*

als eine Ascidienlarve und zwar wahrscheinlich von *Amaroecium proliferum*. Das ist aber nicht zutreffend, denn es handelt sich zuversichtlich um eine Appendicularie. *Vexillaria* Eisen schliesst sich eng an das Genus *Oikopleura* an, bietet aber mehrfache Besonderheiten. Gehäuse sehr umfangreich entwickelt, angeblich durch zwei besondere Muskeln der Leibeswand verbunden. Pharynxeingang von einem starken Ringnerven umgeben. Spiraculargänge sehr lang, cylindrisch; Endostyl lang und gerade gestreckt. Der Verdauungstractus stellt einen einfachen Bogen dar, der hinter dem Oesophagus zum sackartigen, gelblichbraunen Magen (von Eisen als Leber bezeichnet) erweitert ist. Besondere Muskelfaserbündel im Rumpfe durchsetzen die primäre Leibeshöhle und inseriren sich an den Eingeweiden (Fig. 9, Taf. II). Muskelbänder im Schwanze nur ungefähr $^1/_3$ der gesammten Schwanzbreite. Geschlechtsorgane hinter dem Darmcanal gelegen.

Eine Species *(Vexillaria speciosa)* und Müller's unsichere Art.

4. Gattung. *Stegosoma* Chun 1888. (Vgl. Taf. I, Fig. 8 und 9.)

Rumpf bis 3 mm, Schwanz bis 12 mm lang. Gehäuse im ausgebildeten Zustande nicht beobachtet. Leibeswand ohne kapuzenförmige Faltungen; vorn seitlich vom Endostyl zwei grosse, mehrzellige Hautdrüsen. Kiemendarm eng, in dorso-ventraler Richtung comprimirt. Endostyl ziemlich kurz, vorn verbreitert; Flimmerbogen ziemlich breit. Verdauungscanal schlauchförmig, bildet einen einfachen, vertikal gestellten Bogen. Oesophagus und Magen durch eine enge Einschnürung scharf gesondert. Intestinum und Rectum deutlich voneinander abgesetzt. In den Anfangstheil des Magens mündet links durch einen verhältnissmässig engen Gang die sehr umfangreiche Leber. Breite der Muskelbänder über $^1/_2$ der Schwanzbreite. Herz und Pericardium der rechten Seite der Leber dicht angeschmiegt. Geschlechtsorgane dachförmig geknickt, von hinten dorsal und ventral den Verdauungscanal überdeckend. Median das unpaare Ovarium, seitlich je ein Hodenschlauch.

Eine Species *(Stegosoma pellucidum)* seltener an der Oberfläche, constant in grösseren Tiefen bei Neapel gefischt. Von der Plankton-Expedition im Atlantischen Ocean dagegen regelmässig an der Oberfläche, nirgend in der Tiefe gefunden. Die Art stimmt mit *Oikopleura magna* Langerhans in hohem Maasse bezüglich des Baues des Darmtractus und der allgemeinen Grössenverhältnisse überein.

5. Gattung. *Megalocercus* Chun 1888. (Vgl. Taf. I, Fig. 3—5.)

Die grösste aller bekannten Appendicularien; Gesammtlänge bis 30 mm, Rumpf 8 mm. Sehr auffallende Färbungen in roth, orange und gelb. Gehäuse nicht beobachtet. Leibeswand ohne kapuzenförmige Faltungen; keine Drüsenpackete seitlich vom Endostyl. Gehirn verhältnissmässig klein, in zwei hintereinander gelegene Partieen gesondert. Mund mit Ventrallippe. Kiemendarm sehr weit. Spiraculargänge sehr

umfangreich; Innenöffnungen ohne Flimmerzellen, dagegen am Aussenrande Flimmerbogen. Endostyl lang, aus vier Zellreihen bestehend, seitlich von zwei überragenden Falten der ventralen Kiemendarmwand begleitet, die sich hinten in das ventrale, in den Oesophagus führende Flimmerband fortsetzen, vorn in die breiten Flimmerbogen übergehen. Oesophagus halbkreisförmig; Magen sehr weit, mehrfach ausgebuchtet, mit anhängendem, langem, sackförmigem Leberschlauch. Intestinum und Rectum scharf voneinander abgesetzt, ziemlich weit und schlauchförmig. After weit vor der Schwanzwurzel gelegen. Besondere, sehr umfangreich entwickelte Rumpfmuskulatur; Schwanzmuskeln bis 3 mm breit, über $^1/_2$ der ganzen Schwanzbreite. Herz bisher nicht beobachtet, doch sicher vorhanden. Geschlechtsorgane im hintersten Rumpftheile. Hoden und Ovarium unpaar (?). Männliche Geschlechtsreife scheint beträchtlich früher als die weibliche einzutreten.

Eine Species *(Megalocercus abyssorum)* nur in drei Exemplaren aus 600 und 900 m Tiefe bei Ischia und Capri bekannt.

6. Gattung. *Folia**) Lohmann 1892.

Rumpf langgestreckt, etwa $^1/_5$ der Schwanzlänge. Gehäuse im ausgebildeten Zustande nicht bekannt. Ektodermale Leibeswand ohne Kapuze oder Velum; beim Hinterende des Endostyls zwei seitliche Drüsenpackete. Die die Schale secernirenden Drüsenzellen z. Th. in regelmässigen Querreihen. Spiracula klein und rund; Endostyl gerad. Oesophagus sehr lang, schlauchförmig; sein Hinterende in spitzem Winkel ventralwärts nach vorn gekrümmt, in das Hinterende des Magens mündend. Magen weit, ganz links gelagert. Intestinum und Rectum nicht gesondert, sehr kurz, aus dem Vorderende des Magens rechts ventral entspringend. Schwanzmuskulatur breit. Keimdrüse an der Hinterwand des Rumpfes ein dorsoventral gestelltes Band mit schaufelförmig verbreiterten Enden. Sonderung in Hoden und Ovarium bisher nicht beobachtet.

Nur eine Species *(Folia aethiopica)* aus dem östlichen Theil des warmen Gebietes der Atlantis.

7. Gattung. *Althoffia* Lohmann 1892.

Rumpf $^1/_3$ — $^1/_4$ der Schwanzlänge. Gehäuse im ausgebildeten Zustande nicht beobachtet. Kapuze oder Velum scheinen zu fehlen, ebenso die seitlichen Drüsenpackete beim Endostyl. Spiracula rund und klein; Endostyl vorhanden. Oesophagus mündet rechts dorsal in den Magen. Magen einfach sackartig, bei jungen Thieren nahezu vertical, bei alten fast horizontal gelagert. Intestinum dünn und schlank, entspringt links dem Magen und verläuft an der linken Seite. Rectum kurz, spindelförmig. Im Schwanzende dorsal und ventral je eine dichte Reihe grosser Mesenchym-

*) Die bereits veröffentlichten Diagnosen dieser und der folgenden Gattung sind hier durch eine Anzahl Merkmale erweitert, die ich der freundlichen brieflichen Mittheilung Dr. Lohmann's verdanke.

zellen. Geschlechtsorgane werden ventral vor dem Magen angelegt, breiten sich, während dieser aus der verticalen in die horizontale Lage übergeht, schalenförmig an den ventralen, seitlichen und hinteren Flächen des Rumpfes aus. Am dorsalen, freien Rand entwickelt sich das bandförmige, breite Ovarium.

Nur eine Art *(Althoffia tumida)* im warmen Gebiete des Atlantischen Oceans.

2. Subfamilie. Fritillarinae Seeliger 1895.

Rumpf sehr langgestreckt, in der Mitte oft beträchtlich eingeschnürt; Schwanz meist nur $1^1/_2$ mal so lang als der Rumpf, $2^1/_2$—3 mal so lang als breit. Ektodermale Leibeswand mit dorsaler, nach den Seiten allmählich sich abflachender Kapuze, die eine wahre Gehäusebildung verhindert. Endostyl bogenförmig gekrümmt, besteht nur aus zwei Zellreihen. Verdauungstractus im Verhältniss zur Grösse des Rumpfes stets klein, auf die Mitte des Körpers beschränkt, niemals das Hinterende durchsetzend. Muskelbänder des Schwanzes verhältnissmässig schmal, erreichen nur ausnahmsweise $^1/_4$ der gesammten Schwanzbreite, bleiben meist beträchtlich dahinter zurück, den Durchmesser der Chorda nur wenig überragend.

Diese Subfamilie enthält nur eine Gattung.

1. Gattung. *Fritillaria* Fol 1872. (Vgl. Taf. II, Fig. 1.)

Rumpf sehr langgestreckt, in der Mitte, nahe der Schwanzwurzel, meist beträchtlich verengt. Schwanz kurz und breit, meist nur $1^1/_2$ mal so lang als der Rumpf und $2^1/_2$—3 mal so lang als breit. Gesammtlänge wohl kaum jemals 6 mm übertreffend. Ektodermale Leibeswand mit zahlreichen einzelligen und mehrzelligen Hautdrüsen. Die das Gehäuse bildenden Zellen auf den vordersten Rumpftheil beschränkt, wo sie eine auf dem Rücken breitere, nach den Seiten ventral zu sich verschmälernde, hufeisenförmige Zone einnehmen. Von hinten her wird diese von einer weiten Kapuze (nach vorn gerichtete Hautduplicatur) überdeckt, welche die Ausbreitung der zur Schale erhärtenden Schleimmassen nach hinten hin verhindert. Daher kein echtes Gehäuse vorhanden. Mund in variabler Weise von Sinneszellen tragenden Lappen umstellt. Kiemendarm langgestreckt, in dorso-ventraler Richtung meist comprimirt. Spiraculargänge stets kurz, doch sehr verschieden weit. Endostyl nur aus zwei Zellreihen gebildet, stark gekrümmt, manchmal bis zur Berührung der beiden Enden. Oesophagus kurz und breit, in dorso-ventraler Richtung häufig comprimirt. Magen sphärisch, nur wenig hinter der Mitte des Rumpfes gelegen. Intestinum sehr kurz, rechts vom Magen entspringend, halbkreisförmig gekrümmt. Rectum länglichrund und dünnwandig, rechts gelegen. Schwanzmuskelbänder sehr schmal, oft kaum breiter als die Chorda, erreichen nur in einem Falle *(Fritillaria furcata)* etwa $^1/_4$ der Schwanz-

breite. Herz ventral vom Oesophagus und Magen gelegen, quergestellt. Geschlechtsorgane im hinteren Rumpfabschnitt gelegen. Ovarium sphärisch und unpaar (paarig bei *Fritillaria urticans*); Hoden gross und schlauchförmig, meist unpaar (paarig bei *Fritillaria urticans*).

Acht Species, davon eine unsicher.

2. *Familie. Kowalevskidae* Lahille 1887.

Die Aufstellung dieser Familie gründet sich in erster Linie auf Besonderheiten des Kiemendarms. Diese bestehen zum Theil in dem Fehlen gewisser Gebilde, die sonst allen anderen Appendicularien zukommen, zum Theil aber auch in der Ausbildung eines complicirteren Baues. Es fehlen sowohl Endostyl als auch Flimmerbogen, und daraufhin hat bereits Fol den Tribus der *„Anendostylés“* aufgestellt. Im Zusammenhang mit dieser wahrscheinlich auf eine Rückbildung hindeutenden Eigenthümlichkeit entwickelten sich dagegen im Kiemendarm bestimmt orientirte Reihen Wimperzapfen, welche die Functionen jener nunmehr geschwundenen Organe übernahmen. Der Kiemendarm erhält dadurch ein von den anderen Appendicularien durchaus verschiedenes Aussehen und ähnelt äusserlich dem der Dolioliden oder auch Pyrosomen, obwohl die beiden Spiraculargänge vollkommen getrennt bestehen bleiben. Die wahren Verhältnisse wurden denn auch lange Zeit bei einer von Moss aufgefundenen Species vollkommen verkannt. Eine zweite Besonderheit besteht in dem Mangel eines Herzens. Obwohl Fol ausdrücklich betont, dass er gründlich nach diesem Organe gesucht habe und es wohl hätte finden müssen, wenn es vorhanden gewesen wäre, halte ich es doch für gar nicht so unwahrscheinlich, dass es in der That vorhanden und, weil dem Verdauungstractus dicht angeschmiegt, nur übersehen worden ist.

Bisher sind nur zwei Formen aus dieser Familie bekannt geworden. Die Beschreibung, die Moss geliefert hat, ist so wenig vollkommen, dass sich nicht sicher entscheiden lässt, ob das betreffende Thier nicht vielleicht einer neuen Gattung zugehört. Ich schliesse mich vorläufig Garstang an und betrachte es nur als besondere Species der einzigen Gattung.

1. Gattung. *Kowalevskia* Fol 1872. (Vgl. Taf. II, Fig. 2 und 3.)

Rumpf länglichrund, vorn abgestutzt; Schwanz ca. siebenmal so lang als jener, lanzettförmig, hinten stark zugespitzt. Gesammtlänge ungefähr 9 mm. Gehäuse sehr zart und dünn, aber sehr gross. Leibeswand glatt, ohne kapuzenförmige Duplicaturen; die das Gehäuse secernirenden Drüsenzellen hauptsächlich auf dem Rücken verbreitet, in regelmässigen concentrischen Kreisen angeordnet. Otolithenblase liegt ventral vom Gehirn, nicht links. Mund einfach rund, ohne Lippen, von zahlreichen Tastzellen umstellt, die in characteristischer Weise angeordnet sind. Kiemendarm ohne Endostyl und Flimmerbogen. Zwei länglichrunde, sehr grosse, über mehr als die Hälfte der Kiemendarmlänge sich erstreckende Spiracula vorhanden. Jederseits im Kiemendarm zwei Längsreihen solider Wimper-

zapfen, die nach innen zu von den Kiemenspalten auf jeder Seite einen Doppelrechen bilden. In diesem werden die mit dem Athmungswasser eingeführten, zur Nahrung geeigneten Organismen festgehalten. Kiemendarm ventral-median bewimpert; Hinterende ventral zum bewimperten Oesophagus ausgezogen. Oesophagus sehr breit, in dorso-ventraler Richtung stark comprimirt und im rechten Winkel dorsalwärts gekrümmt. Magen je nach dem Füllungszustand verschieden geformt, ohne Cilienauskleidung, mit der Leibeswand durch konische, oft verästelte Fortsätze verbunden. Pylorus rechts und dorsal gelegen, durch lange Cilien ausgezeichnet. Intestinum und Rectum nicht deutlich gesondert, innen mit Cilien versehen, aussen durch meist verästelte Fortsätze dem Ektoderm verbunden. Anus nach rechts verschoben, sehr klein und schwer nachweisbar. Schwanzmuskelbänder an der breitesten Stelle etwa das Doppelte der Chordadicke, $^1/_7$ der gesammten Schwanzbreite. Herz und Pericardium fehlen; die Blutbewegung durch die Action des Schwanzes geregelt. Ovarium unpaar, sphärisch, links ein wenig ventral hinter dem Magen gelegen. Hoden nierenförmig, rechts im hintersten Rumpfende liegend. Eireife tritt wenige Minuten nach der Ejaculation des Spermas ein, worauf das Thier rasch abstirbt.

Zwei Species. Hafen von Messina; östlicher Atlantischer Ocean nahe dem Aequator, vereinzelt weiter nördlich bis zur portugiesischen Küste.

XIV. Chorologie.

1. Die horizontale Verbreitung.

Die Appendicularien sind echte kosmopolitische, über alle Meere verbreitete Formen. Von Chamisso im kalten Wasser des nördlichen Beringsmeeres entdeckt, wurden sie einige Jahre später an derselben Stelle von Mertens beobachtet. Quoy und Gaimard fanden sie an der Südspitze Afrikas ausserhalb der Algoa-Bai in offenbar kaltem Wasser. Joh. Müller traf sie in der Nordsee, Busch im Mittelmeer, wo seither an den verschiedensten Orten zahlreiche Arten wiedergefunden wurden. Forbes und Allman beobachteten sie an den schottischen Küsten, Hartmann im Sund, und auch in der Ostsee wurden sie vielfach in grossen Massen gefangen. Bei Madeira, den Capverdischen und den Canarischen Inseln wurde wiederholt eine sehr reiche Appendicularienfauna constatirt. Der Challenger fand sie auf hoher See in der Atlantis, im grossen Ocean und an der antarktischen Eisbarrière 65° 42′ S. Br., 79° 49′ E. L. An letzterem Ort betrug die Wassertemperatur — 1,4° C.

Von grosser Wichtigkeit sind die Ergebnisse der überaus zahlreichen Funde der deutschen Plankton-Expedition, die allerdings leider erst in einer vorläufigen Mittheilung (No. 42) bekannt geworden sind. Beziehen sie sich zwar nur auf den Atlantischen Ocean, so steht doch zu erwarten, dass sie sich auch in den anderen Meeren bestätigen werden. Die Appen-

dicularien erwiesen sich da als ausgesprochene Hochseethiere*). Während in der Nähe der Continente die Fänge verhältnissmässig arm waren (einige abweichende Fälle ausgenommen), fanden sich die Maxima auf hoher See; nur das Sargassomeer scheint spärlicher bewohnt zu sein. Wie sich schon aus den älteren Fundstellen entnehmen lässt, nähern sich oft die Appendicularien vollständig den Küsten und dringen in grossen Schwärmen in tief eingeschnittene und fast ganz abgeschlossene Meeresarme und Buchten ein.

Das allgemeine Vorkommen der Appendicularien von den Tropen an bis in die arktischen und antarktischen Meere erweist die ausserordentliche Unabhängigkeit dieser Formen von den Einflüssen der Temperatur. Unter den Tropen finden sich Copelaten im 28° warmen Wasser, in den Polargegenden leben sie weit verbreitet bei einer Wassertemperatur, die dem Nullpunct nahe kommt und sogar unter denselben gesunken ist.

Wie weit verschiedene Arten und Gattungen bestimmten Temperaturen angepasst sind, lässt sich im einzelnen noch nicht genau übersehen, denn über die horizontale Verbreitung der einzelnen Species sind unsere Kenntnisse noch sehr lückenhaft. Zudem ist wohl die Meerestemperatur ein überaus wichtiger, aber nicht der einzige Factor, welcher die geographische Verbreitung bestimmt. Der auffallend verschiedene Bau des Darmcanals in den beiden Subfamilien der *Appendicularidae*, den *Appendicularinae* und *Fritillarinae*, sowie die Besonderheiten des Kiemendarmes der Kowalevskiden machen es von vorn herein sehr wahrscheinlich, dass diese drei Gruppen der Appendicularien auf recht verschiedene Nahrung angewiesen sind, die sie leicht und in genügend reicher Menge wohl meistens nur an verschiedenen Orten oder an ein und demselben Orte vielleicht nur zu verschiedenen Zeiten antreffen können. Doch ist gegenwärtig über eine Beziehung der Appendicularienverbreitung zu Wohnorten bestimmter Nahrungsthiere noch gar nichts ermittelt.

Die beiden Gattungen *Oikopleura* und *Fritillaria* sind über alle Zonen verbreitet, meist freilich in recht ungleicher Vertheilung, so dass in verschiedenen Stromgebieten die eine oder andere sehr beträchtlich überwiegen kann. Manche Arten dieser Genera scheinen allerdings ein beschränkteres Verbreitungsgebiet zu haben; so sind z. B. *Oikopleura Chamissonis* und *labradoriensis* echte nordische Formen. *Oikopleura dioica* fand die Plankton-Expedition nur spärlich auf hoher See, in reichen Mengen dagegen an den Küsten und in Buchten.

*) Es steht dieses Ergebniss der Plankton-Expedition in directem Gegensatz zu den Befunden auf der Fahrt der Gazelle. Studer (Forschungsreise der Gazelle, Bd. III, p. 294, 1889) berichtet wörtlich: „Copelaten fand ich nur nahe der Küste, so an West-Afrika in grösserer Zahl, nichts dagegen in der pelagischen Fauna.“ Die positiven Funde der Plankton-Expedition ergeben sich aus einer vollkommeneren Methode des pelagischen Fischens. Nur *Oikopleura dioica* wurde vorwiegend an den Küsten und in Buchten angetroffen.

Gegenüber diesen beiden Gattungen tritt die quantitative Bedeutung der anderen weit zurück. Spärlicher, aber über alle Theile der mittleren Atlantis und auch im Mittelmeer sind *Stegosoma* und *Appendicularia* verbreitet. Auf das warme Gebiet des Oceans scheinen *Folia* und *Althoffia* beschränkt zu sein; erstere findet sich vorwiegend im Osten, letztere im Westen. *Megalocercus* wurde bisher nur bei Neapel beobachtet.

2. Die verticale Verbreitung.

Die älteren Angaben über das Vorkommen der Appendicularien beziehen sich sämmtlich nur auf die Oberfläche oder eine Tiefe von wenigen Metern. Mertens berichtet, dass die Thiere die „tieferen Stellen" des Meeres bevorzugen. Bei ruhiger See schwömmen sie einen oder mehrere Faden tief, bei bewegtem Wasser bedeckten sie die Oberfläche. Unter Anwendung des Schliessnetzes hat erst Chun Appendicularien in beträchtlicheren Tiefen des Mittelmeeres nachgewiesen. Sind zwar auch infolge der geübten Methode, das Netz horizontal zu ziehen, die Tiefenangaben zu gross ausgefallen, so ist immerhin doch der Beweis erbracht, dass im Mittelmeere die Appendicularien recht tief hinabsteigen und jedenfalls nicht an die oberflächlichen, von der Sonne durchwärmten und erleuchteten Schichten ausschliesslich gebunden sind. *Oikopleura cophocerca*, *spissa* und *fusiformis* fanden sich constant bis zu einer Tiefe von 1000 m; *Stegosoma pellucidum* fand sich stets noch in den grössten untersuchten Tiefen von 1300 m und fehlte auch nicht in den darüber liegenden Schichten bis unterhalb 100 m. Im Ocean wurde allerdings die letztere Form gerade umgekehrt regelmässig an der Oberfläche, aber niemals in der Tiefe gefischt. Die einzige bisher bekannt gewordene Form, welche in der That nur den tieferen Schichten eigenthümlich zu sein scheint, ist *Megalocercus abyssorum*. Die drei aufgefundenen Exemplare stammen aus 600 und 900 m Tiefe.

Im Gegensatz zum Mittelmeer sind nach den Befunden der Plankton-Expedition die Tiefen des Oceans ganz leer oder mindestens äusserst arm an Appendicularien. Eine hinreichende Erklärung dieser Verschiedenheit lässt sich augenblicklich noch nicht geben. Die bekannte Ungleichmässigkeit der Wärmevertheilung in den Tiefen beider Meere allein kann jene Gegensätze kaum direct veranlassen. Denn wenn auch der Ocean in 1000—1300 m ungefähr nur 4—6° warm ist, während das Mittelmeer in den tiefsten Schichten eine constante Temperatur von etwas über 13° besitzt, so wissen wir, dass die Appendicularien sehr weite Temperaturschwankungen vertragen und in ganz kaltem Wasser vorkommen. Man wird daher nur daran denken können, dass in den oceanischen Tiefen die zur Ernährung dienenden Organismen fehlen, während sie sich in den entsprechenden wärmeren Schichten des Mittelmeeres genügend reichlich noch vorfinden.

Erklärung von Tafel V.

Appendicularien.

Fig.

1. Viertes sog. Muskelsegment des Ruderschwanzes von *Fritillaria furcata*. Die Grenzen der vierten Muskelzelle der rechten Seite sind durch schwächere Linien angedeutet. $\frac{540}{1}$.
2. Muskelzellkern eines alten Thieres (*Fritillaria furcata*). $\frac{540}{1}$.
3. Kern der letzten (zehnten) Muskelzelle des Schwanzes von *Fritillaria furcata*. $\frac{500}{1}$.
4. Degenerirter Kern einer Schwanz-Muskelzelle von *Fritillaria furcata*. $\frac{500}{1}$.
5. Querschnitt durch den Ruderschwanz einer *Oikopleura cophocerca*. Nur die ventrale Hälfte ist gezeichnet. $\frac{1200}{1}$.
   mu = Fibrillenschicht der Muskelzelle.
   s = Sarkoplasmaschicht mit eingebettetem Kernretikulum.
6. Das Hinterende der Chorda, der Muskulatur und des Nervenstrangs von *Fritillaria furcata*. Von der Neutralseite aus gesehen. $\frac{540}{1}$.
7. Die Region des ersten Caudalganglions von *Fritillaria urticans*. Verzweigte Chordazelle. (Nach Fol.) $\frac{1000}{1}$.
8. Querschnitt durch die Dorsalregion des Kiemendarmes mit den beiden Flimmerbogen von *Stegosoma pellucidum*. $\frac{2300}{1}$.
9. Medianer Längsschnitt durch die Mundregion einer jungen *Oikopleura dioica* (?). $\frac{3500}{1}$.
10. Chordazelle einer jungen *Oikopleura cophocerca*. Sternförmiges Aussehen des scheibenförmig abgeflachten Protoplasmarestes bei Flächenansicht. $\frac{3500}{1}$.

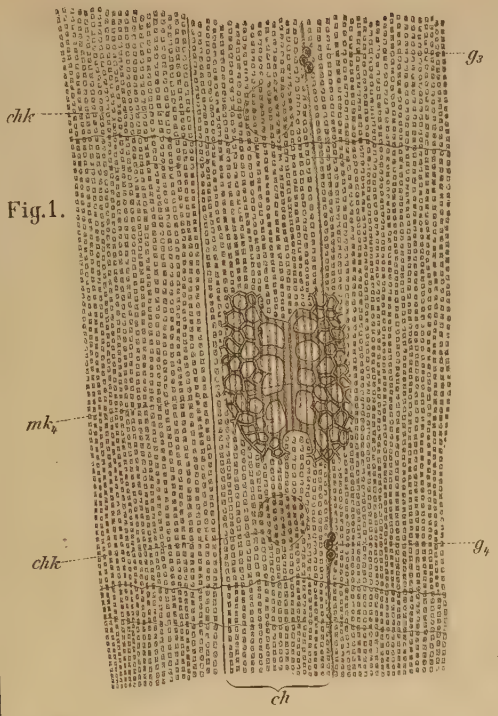


Fig.1.

Fig.2.

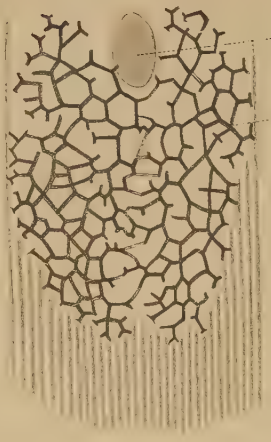


Fig.3.

Fig.4.

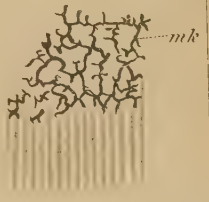


Fig.8.

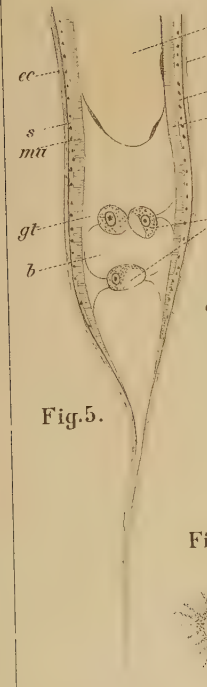


Fig.5.

Fig.6.

Fig.9.

Fig.7.

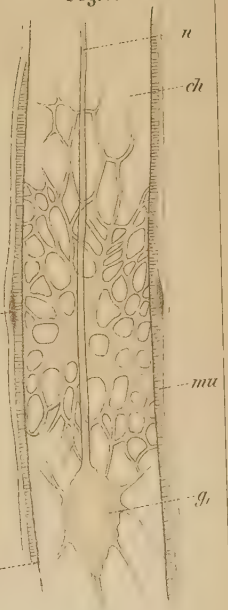
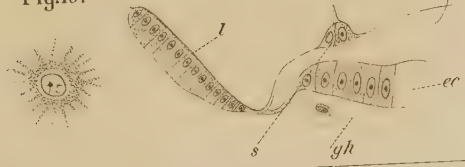


Fig.10.



Lith. Anst. v. Th. Klinkhardt, Leipzig

Erklärung von Tafel VI.

Appendicularien.

Fig.

1. Querschnitt durch den Rumpf von *Oikopleura cophocerca* dicht hinter der Wurzel des Ruderschwanzes. $\frac{70}{1}$.
   hz = muskulöses Herzblatt. *p* = Perikardium.
2. Etwas weiter nach hinten zu geführter Querschnitt aus derselben Serie. $\frac{70}{1}$.
   nb = halbverdaute Nahrungsballen im Intestinum.
3. Schnitt durch die Vereinigungsstelle der beiden Flimmerbogen am dorsalen Hinterende des Kiemendarmes von *Oikopleura cophocerca*. $\frac{350}{1}$.
4. Etwas weiter hinten geführter Querschnitt aus derselben Serie. Ursprung des Oesophagus am dorsalen Hinterende des Kiemendarmes. $\frac{230}{1}$.
5. Querschnitt durch die Flimmerbogen im dorsalen, hinteren Ende des Kiemendarmes von *Fritillaria furcata*. $\frac{400}{1}$.
   gt = Gallertfäden in der primären Leibeshöhle zwischen ektodermaler Leibeswand und Kiemendarm.
6. Querschnitt durch die Endostylregion von *Fritillaria furcata*. $\frac{270}{1}$.
7. Querschnitt durch den Endostyl von *Oikopleura cophocerca*. $\frac{230}{1}$.
8. Schräg geführter Längsschnitt durch einen Theil des Endostyls einer jungen *Oikopleura dioica*. $\frac{350}{1}$.
   b = basale Zellen. *l* = seitliche Zellen des Endostyls.
9. Querschnitt durch die Anlage des Zwitterapparates einer jungen *Fritillaria furcata*. (Nach Lee.) $\frac{250}{1}$.
10 u. 11. Die Region des Herzens aus zwei Sagittalschnitten durch eine *Fritillaria furcata*. $\frac{400}{1}$.
   hz = Herzblatt *p* = Perikardium resp. Terminalzelle desselben.
12. Spermatozoen von *Fritillaria formica* (Nach Fol.) Hartnack Imm. No. 12.
13. Reifes Ei von *Fritillaria furcata*. (Nach Lee.) $\frac{500}{1}$.

Fig.1.

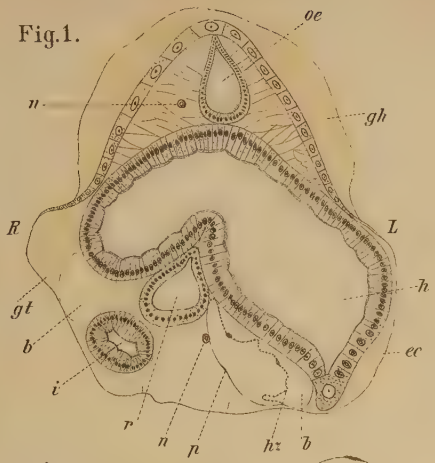


Fig.2.

Fig.3.

Fig.4.

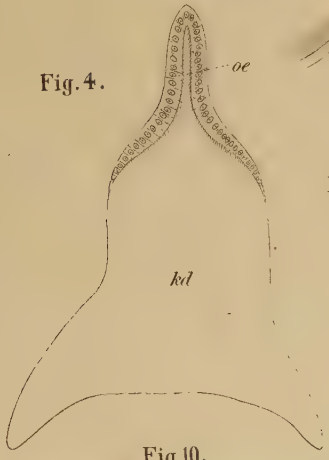


Fig.5.

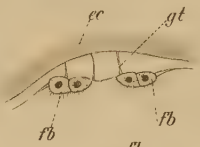


Fig.6.

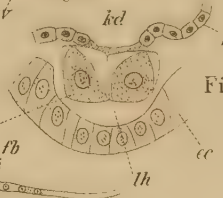


Fig.7.

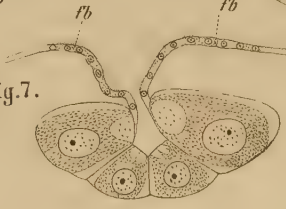


Fig.8.

Fig.9.

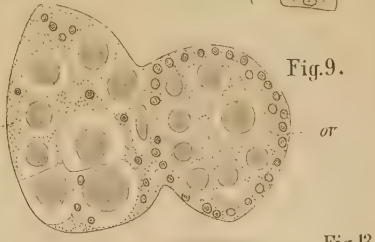


Fig.10.

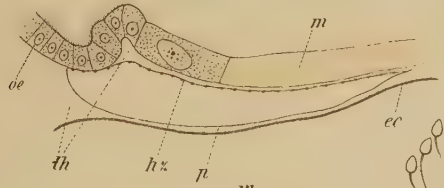


Fig.11.

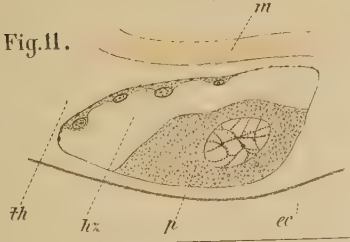
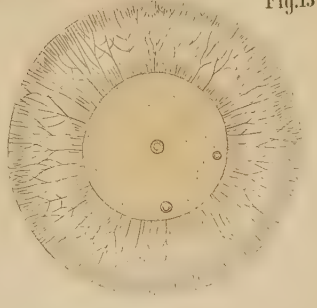


Fig.12.

Fig.13.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

Das häufige Vorkommen mediterraner Tiefenformen (*Stegosoma*) an der Oberfläche der Atlantis hat zuerst Chun (8a) vor Teneriffa festgestellt, und er ist geneigt, diese Erscheinung nur auf die Temperaturverschiedenheiten in beiden Meeren zurückzuführen.

Wenn auch im Ocean die Appendicularien in der weitaus überwiegenden Zahl nur in den oberflächlichen Regionen*) bis 400 m vorkommen, so fehlen sie doch auch tiefer unten nicht vollständig. So kamen z. B. im Florida-Strom auf 1000 Individuen der Oberflächenschicht zwischen 0 und 200 m nur acht Individuen in der Tiefe von 400—600 m. An anderen Orten stellte sich das Ergebniss der Tiefenfänge wieder etwas günstiger. Im Durchschnitt fing das Netz in den obersten 200 m etwa 3000 Individuen, zwischen 300 und 500 m dagegen nur ungefähr 20. Das Maximum, das bei einer Durchfischung einer Wassersäule von 200 m mit dem Schliessnetz in grösseren Tiefen als 200 m gefangen wurde, betrug 80 Exemplare und unterhalb 1000 m sogar nur 5 (Lohmann). Das Gesammtergebniss war etwa das, „dass schon bei 800 m das Schliessnetz nur noch ein bis sieben Individuen in derselben Wassermenge findet, welche weiter oben durchschnittlich über 2000 Individuen birgt“ (No. 42, p. 144). Unter solchen Umständen ist es begreiflich, dass in der Tiefe des Oceans keine neuen Arten aufgefunden wurden. Nur *Fritillaria aberrans* Lohmann fand sich ausschliesslich zwischen 350 und 900 m Tiefe im Guinea- und Floridastrom. Von den Vertretern der Oberflächenfauna steigen am tiefsten hinab *Oikopleura parva* 730—930 m und *Oikopleura velifera* 1100—1300 m (Lohmann).

3. Die quantitative Vertheilung.

Von jeher sind die Appendicularien besonders dann aufgefallen, wenn sie in grossen Schwärmen vorkamen. In ungeheuren Massen beobachtete sie im August 1828 Mertens im Beringsmeer; Quoy und Gaimard fanden sie an einem Decembertage an der südafrikanischen Küste (Algoa-Bucht) so zahlreich, dass das Meer braun und roth gefärbt erschien, und seither sind zahlreiche ähnlich lautende Angaben gemacht worden. So erscheinen z. B. im Winter gelegentlich im Golf von Neapel Fritillarien so massenhaft, dass in jedem Glase Tausende gefangen werden können (Lo Bianco).

Genauere Angaben über das quantitative Vorkommen der Appendicularien ermöglichte erst die exacte Methode Hensen's. Das Planktonnetz hatte eine Oeffnung von 0,1 qm und wurde von 200 m Tiefe an senkrecht emporgezogen, durchfischte also eine Wassersäule von 20 cbm. Bisher sind für den Ocean folgende Fangstellen bekannt geworden (Lohmann):

*) Unmittelbar an der Oberfläche scheinen sie auf der deutschen Plankton-Expedition nur seltener angetroffen worden zu sein.

1. Die hohe See des Nordens, des Florida- und Golfstroms und des Sargassomeers. Durchschnitt aus 35 Fängen: 2261 Individuen. Minimum im Labradorstrom 123; Sargassomeer 563. Maximum in der Irminger-See 6849.
2. Die See in der Nähe der Continente. Durchschnitt aus sechs Fängen: 144 Individuen. Minima westlich von den Hebriden 15; an der grönländischen Küste 18; im Canal 21. Maximum auf der Neufundlandbank 397.
3. Abgeschlossene Buchten und Meeresarme. Hafen von Bermuda: 4329; Nordsee: 888 Thiere.

Eine noch viel dichtere Ansammlung von Appendicularien (namentlich *Oikopleura dioica*) fand Hensen in der Ostsee. Bei der Durchfischung von nur 10 cbm wurden am 15. November 1884 36 865, am 23. August 1883 sogar 50 118 Individuen gefangen. Das sind Zahlen, welche das Maximum auf hoher See in der Atlantis noch um das 10—15fache übertreffen, und die Appendicularien erweisen sich damit als die der Zahl nach nächst den Copepoden wichtigsten pelagischen Metazoen.

4. Das zeitliche Auftreten.

An den Küsten, in Häfen und Buchten erscheinen die Appendicularien nur periodisch an der Meeresoberfläche. In den Mittelmeerhäfen können sie besonders während der Winter- und Frühlingsmonate zahlreicher angetroffen werden. Jedoch finden sie sich auch während dieser Zeit keineswegs alltäglich an der Oberfläche, sondern erscheinen und verschwinden ziemlich unregelmässig in nicht näher ergründeter Abhängigkeit von Strömungen, Wind und Wetter.

Bezüglich des Auftretens der verschiedenen Arten herrscht selbst an ein und demselben Orte in den aufeinander folgenden Jahren keine Gleichmässigkeit. Für den Hafen von Messina ergiebt sich das aus den Mittheilungen Fol's. So fand sich z. B. *Oikopleura fusiformis* Mitte April bis Mai 1870, fehlte aber im folgenden Jahre vollständig; *Fritillaria furcata* war 1870 sehr häufig, im folgenden Jahre nur sehr selten; im Mai 1874 erschien, allerdings nur selten, *Appendicularia sicula,* die in den früheren Jahren stets gefehlt hatte.

Im Sommer ziehen sich die Appendicularien des Mittelmeers bis in grössere Tiefen zurück, in denen die Existenzbedingungen in Bezug auf Licht und Wärme stets unveränderlich die gleichen bleiben. Hier wurden sie zuerst von Chun bis in 1300 m Tiefe nachgewiesen, während sie an der Oberfläche, wenigstens tagsüber, fehlten. Erst unterhalb 100 m konnten sie angetroffen werden. Bei nächtlichen Fängen wurden sie dagegen auch unmittelbar an der Oberfläche gefunden, und es lässt sich daraus schliessen, dass viele Appendicularien im Sommer tägliche periodische Wanderungen unternehmen, indem sie bei Einbruch der Nacht emporsteigen, bei Tagesbeginn dagegen bis über 100 m tief sich zurückziehen, um den eindringenden Licht- und Wärmestrahlen möglichst aus-

zuweichen (Chun). Zweifellos können so weite Strecken nur im nackten Zustand und nicht innerhalb des Gehäuses in der verhältnissmässig kurzen Zeit zurückgelegt werden. Die Abwärtsbewegung wird den Thieren kaum irgend welche Anstrengung bereiten, sondern bei dem das Wasser übertreffenden specifischen Gewichte wohl hauptsächlich passiv durch Einwirkung der Schwere erfolgen. — Auch Fol fand die grossen Oikopleuren vorwiegend nur in den allerfrühesten Morgenstunden unmittelbar an der Oberfläche.

Ueber das zeitliche Auftreten der Appendicularien im Ocean, namentlich auf hoher See, lassen sich bisher sichere Schlüsse noch nicht ziehen, da fast alle unsere Kenntnisse auf den Befunden der deutschen Plankton-Expedition beruhen. Es fehlt also das Vergleichsmaterial verschiedener Jahreszeiten. Aufgefallen ist der Plankton-Expedition das verhältnissmässig seltene Erscheinen der Appendicularien unmittelbar an der Oberfläche, aber in nur wenig tiefen Schichten von 100 m scheinen die Thiere zum perennirenden Plankton der Hochsee zu gehören und unabhängig von allen Jahreszeiten über weitere Meeresstrecken in ziemlich gleichartiger Zusammensetzung bestehen zu bleiben. Vielleicht werden auch in der Hochsee zu anderen Jahreszeiten die Appendicularien häufiger bis unmittelbar an die Oberfläche emporsteigen, als es bisher beobachtet worden ist.

Nachtrag. Erst nach vollendetem Druck des vorstehenden Kapitels erschienen zwei Mittheilungen Lohmann's (No. 60 u. 61), die einige bemerkenswerthe Angaben über die Verbreitung der Appendicularien enthalten. Die Untersuchung des reichen Materials der deutschen Plankton-Expedition und der Sammlungen Vanhöffen's auf Drygalski's Grönland-Expedition führt dazu, im Ocean zwei völlig getrennte Verbreitungsgebiete der Appendicularien zu unterscheiden, die keine einzige Species miteinander gemeinsam haben: die Gebiete der kalten und der warmen Ströme.

Im kalten Gebiet sind nur 3 Species heimisch: *Oikopleura labradoriensis*, *Fritillaria borealis* und *Oik. Vanhöffeni*. Die letzte Form ist bisher nur im Grönlandstrom gefunden worden, trat dort zuweilen aber so zahlreich auf, dass sie die erste fast ganz verdrängte. *Fritillaria borealis* kommt auch in den antarktischen Strömen am Cap Horn vor, fehlt aber in den ganzen weiten Zwischengebieten der tropischen, subtropischen und gemässigten Zonen. Dagegen findet sich in diesen Warmwasserregionen weit verbreitet *Fritillaria sargassi*. Diese unterscheidet sich nur in der Ausbildung der Geschlechtsorgane von der *Fritill. borealis* und stimmt in allem anderen so vollkommen mit ihr überein, dass es fast scheinen möchte, es seien beide Formen nur Varietäten einer kosmopolitischen Species. Als eine vierte hochnordische Form kommt die von Chamisso im Beringsmeer entdeckte und von Mertens genau beschriebene *Oikopleura Chamissonis* hinzu, die im Atlantischen Ocean noch nicht aufgefunden worden zu sein scheint.

Viel reicher ist die Appendicularienfauna des Warmwassers.

Zahlreich und weit verbreitet finden sich 20 Species (8 *Oikopleura*, 10 *Fritillaria*, 1 *Stegosoma*, 1 *Appendicularia*). Dazu treten ferner je eine *Fritillaria*, *Folia*, *Kowalevskia* und *Althoffia*, die nur so spärlich aufgefunden worden waren, dass ihr Verbreitungsgebiet im Ocean sich gegenwärtig noch nicht übersehen lässt.

Ausser diesen beiden völlig getrennten Gebieten sind 3) die Grenzregionen, in welchen sich kalte und warme Ströme begegnen, und 4) die Küstengebiete zu unterscheiden. Je mehr der warme Golfstrom auf seinem Lauf nach Norden sich abkühlt, desto geringer wird der Reichthum an Warmwasserformen, und zuletzt finden sich in ihm nur noch 4 Arten (*Oikopleura velifera, dioica, fusiformis, parva*) in verhältnissmässig geringer Zahl, während bereits die Kaltwasser-Appendicularien aufzutreten beginnen. Im Bereiche der nordatlantischen Ströme dringen im Sommer infolge der geringeren Abkühlung der warmen nordwärts gerichteten Strömungen die südlichen Arten weiter nach Norden, die hochnordischen dagegen weniger weit nach Süden vor als im Winter. Im Mai fehlen daher die südlichen Formen noch an den Stellen des Hochnordens, an welchen sie im September angetroffen werden; und umgekehrt finden sich in der kalten Jahreszeit die Formen, die im Juli erst in der Irminger-See vorkommen, bereits in der Nordsee.

Die hochnordische Küstenfauna führt dieselben wenigen Formen, die überall im offenen Kaltwassergebiet vorkommen. Die Küsten des warmen Gebiets sollen im Ocean weitaus artenärmer sein als die Hochsee. Sehr auffallend machte sich die Abnahme der Artenzahl bei der Annäherung an den Amazonenstrom bemerklich. Nach und nach verschwanden aus dem Plankton alle Formen bis auf *Oikopleura dioica*, die als die einzige typische Küstenform unter den Appendicularien zu gelten hat. In der Mündung des Stromes selbst, wo der Salzgehalt bei Ebbe und Fluth zwischen 11,4 ‰ und 22,3 ‰ schwankt, brachte ein Netzzug über 7000 Individuen; und noch 50 Seemeilen einwärts der Mündung bei 4,3 ‰ Salzgehalt fanden sich, allerdings spärlicher, diese Oikopleuren. Die Küstenfauna der Grenzgebiete, in denen nordische und südliche Formen vorkommen, gestaltet sich am complicirtesten und wechselt so wie in den Strömen des offenen Meeres je nach den Jahreszeiten. In der Nordsee kommen noch 4 Arten vor: *Oikopleura labradoriensis, dioica, fusiformis* und *Fritillaria borealis*. In die westliche Ostsee dringen nur die nordische *Fritill. borealis* und die Warmwasserform *Oikopleura dioica*, und in der östlichen Ostsee scheinen überhaupt keine Appendicularien mehr vorzukommen. Die nordische *Fritillaria* tritt nur in den kältesten Monaten (Februar bis April) auf, die *Oikopleura* dagegen fehlt gerade vom Januar bis zum April und erreicht ihr Maximum der Verbreitung im September.

XV. Oecologie.

1. Verhalten in der Gefangenschaft; Lebensdauer.

In der Gefangenschaft halten sämmtliche Appendicularien nur sehr schlecht aus. Die mit dem Schwebnetz gefangenen und gleichzeitig mit dem übrigen Plankton in die Auftriebgläser gebrachten Thiere sterben in diesen fast regelmässig schon nach wenigen Stunden. Etwas länger lassen sie sich erhalten, wenn sie sofort nach dem Fange in geräumigere Gefässe frischen Wassers übergeführt werden. Mehrere Tage halten sie aber in der Gefangenschaft nur dann aus, wenn ihr Fang mit grösster Vorsicht, am besten so geschehen war, dass die an der Oberfläche meist in ihren Gehäusen schwebenden Thiere direct mit Glasgefässen und nicht erst mit dem Netze geschöpft wurden. Jedenfalls muss beim Fange vermieden werden, was bei der Umkehr des Netzes nicht leicht fällt, dass die Appendicularien mit der Luft in directe Berührung kommen. Trotz aller Vorsicht verlassen die gefangenen Thiere sofort ihre Gehäuse, beginnen aber sehr bald mit der Bildung neuer, was sie im Laufe eines Tages mehrmals wiederholen.

Ganz besonders schlecht halten die Fritillarien *(Fritillaria furcata)* in der Gefangenschaft aus. Nach Fol sterben sie gewöhnlich schon nach wenigen Stunden. Nachdem sie an die Oberfläche gestiegen sind, trocknet durch die Berührung mit der Luft ihr Körper so ein, dass er sich nur schwer wieder benetzen lässt. Fol empfiehlt daher, unter dem Wasserspiegel eine Glastafel oder ein horizontal ausgespanntes Stoffstück anzubringen, um das Aufsteigen bis zur Oberfläche zu verhindern. Dann hielten die Thiere zwei bis drei Tage aus.

Die Eiablage und die Entwicklung der befruchteten Eier sind unter solchen Umständen nicht leicht zu beobachten. Wohl nur Fol scheint diese Vorgänge einigermaassen vollständig beobachtet zu haben, hat aber leider eine Darstellung der Entwicklung nicht veröffentlicht. Aus seinen Angaben kann man nur entnehmen, dass sowohl Oikopleuren als Fritillarien und *Kowalevskia* sich in der Gefangenschaft, wenn in geschlechtsreifem Zustand eingefangen, fortpflanzen, und dass die Eier wenigstens bis zur Bildung eines schon geschwänzten Larvenstadiums sich entwickeln.

Die Lebensdauer der Appendicularien lässt sich nach den bisher vorliegenden Angaben nur mit einiger Wahrscheinlichkeit erschliessen. Da, wo eine alljährlich zu einer bestimmten Zeit eintretende Geschlechtsreife vorkommt (vgl. oben p. 131), wird man die Lebensdauer mit ziemlicher Genauigkeit auf ein Jahr bestimmen können. Wo aber Angaben über eine bestimmte Reifezeit nicht vorliegen, lässt sich auf die Lebensdauer kein Schluss ziehen. Für viele der kleinen Formen, welche den ganzen Winter hindurch, vom Herbste bis weit in den Frühling hinein, mit entwickelten Geschlechtsorganen an der Meeresoberfläche beobachtet

wurden, scheint mir aber eine einjährige Lebensdauer etwas zu lang, und ich möchte eher glauben, dass vielleicht zwei Generationen im Laufe eines Jahres einander folgen. Umgekehrt könnten die riesigen *Megalocercus abyssorum* bei den für ein schnelleres Wachsthum nur wenig günstigen Bedingungen in den tieferen Wasserschichten sehr wohl zwei- oder mehrjährige Formen sein.

2. Schutzeinrichtungen und Feinde.

Die unter den pelagischen Thieren so weit verbreitete Schutzeinrichtung eines völlig farblosen, glasartig durchsichtigen Körpers fehlt auch den Appendicularien nicht ganz. Ganz farblos sind *Oikopleura fusiformis* und *Fritillaria megachile,* und namentlich die letztere Form ist so vollkommen durchsichtig, dass sie trotz ihrer Gesammtlänge von 6 mm mit blossem Auge kaum wahrgenommen werden kann (Fol). Inwieweit bestimmte andere Farbenzeichnungen auf Schutzfärbungen zurückzuführen seien, ist bisher nicht festgestellt. Man könnte daran denken, dass z. B. die blauen Farben der *Oikopleura coerulescens* Gegenb. als solche zu deuten seien. Auch der an der Oberfläche so lebhaft roth und orange erscheinende Darmcanal von *Megalocercus* könnte im grünlichblauen Lichte der Tiefe, in welcher diese Thiere leben, dunkel und unsichtbar sein. Doch setzt das freilich eine bestimmte Entstehungsart jener Farbenzeichnung voraus, die bisher noch nicht nachgewiesen ist.

Die wichtigste und allgemein verbreitete Schutzeinrichtung bei den Appendicularien besteht im Gehäuse. Bereits oben (p. 96) ist diese Bedeutung des Gehäuses erörtert worden; es wurde dort auch der Beobachtungen Fol's gedacht, dass die Appendicularie kleineren Fischen und Medusen leicht entgeht, indem sie das bereits vom Feinde ergriffene Haus rasch zu verlassen vermag.

Ausser von Medusen und Fischen werden wohl die Appendicularien von den meisten anderen pelagischen Thieren, die grösser und stärker sind als sie, gelegentlich angegriffen und verzehrt. Ich fand, wenn allerdings auch nur selten, Appendicularien im Kiemendarm von verschiedenen Salpen und auffallender Weise zweimal in Pyrosomen. Viel gefährlichere Feinde sind aber die grossen Thiere, welche sie gleichzeitig mit dem Wasser in grösseren Mengen schlucken, ohne eine Flucht aus dem Gehäuse zu gestatten. In erster Linie kommen hier die Wale in Betracht, die, wie schon Mertens beobachtete, zum guten Theil von Appendicularien sich nähren. Durch das dichte Sieb der Barten werden wohl die meisten einmal in den Rachen eingeführten Thiere zurückbehalten werden, ohne dem wieder abfliessenden Wasser zu folgen. Bezeichnend scheint es immerhin, dass Mertens, der anfangs den Bau der Appendicularien nicht zu erkennen vermochte, sich äussern konnte: „so hielt ich es für zerstörte Theile eines anderen Thieres, welches seinen Weg durch die Spritzorgane der Cetaceen, mit denen diese Meere an-

gefüllt sind, genommen hatte“ (No. 43, p. 207). An eine solche Möglichkeit würde man nunmehr allerdings nicht denken dürfen.

3. Parasiten der Appendicularien.

Parasitär lebende Appendicularien sind bisher nicht bekannt geworden; dagegen werden die Copelaten nicht gar zu selten von Schmarotzern befallen, die, soweit die bisherigen Angaben reichen, den Protozoen angehören, insofern sie nicht als einzellige Pflanzen zu betrachten sind. Zuerst beschrieb Fol bei *Oikopleura cophocerca* winzige parasitäre Körperchen von kugelähnlicher Gestalt und ca. 0,03 mm Durchmesser. Der ziemlich flüssige Inhalt wird von einer Membran umhüllt und enthält zwei bis drei grüne Körnchen, welche der ganzen Zelle ein grünliches Aussehen verleihen. Zuweilen erscheinen die Zellen eingeschnürt, was auf eine Vermehrung durch Zweitheilung hindeutet. Sie liegen in der primären Leibeshöhle, besonders im hinteren Rumpfabschnitt, wo sie die Rückbildung der Geschlechtsorgane bedingen können, finden sich auch in den Blutbahnen, in welchen sie mit der hellen Blutflüssigkeit circuliren. Oft treten sie so massenhaft auf, dass die Appendicularie dadurch ganz undurchsichtig und citronfarben erscheint (vgl. oben p. 90). Auch Chun hat gelbliche parasitäre Zellen bei *Oikopleura cophocerca* beobachtet, und ebenso fand er bei einem Exemplare von *Megalocercus* die ganze Leibeshöhle bis zur Spitze des Ruderschwanzes mit zahlreichen kleinen runden Zellen erfüllt. Ob es sich dabei um sog. „gelbe Zellen“, d. h. um parasitäre Algenzellen handelte, blieb unentschieden.

In vielen Fällen sind die einzelligen Blutparasiten aber vollkommen farblos, und sie sind dann als wirkliche Blutkörperchen angesehen worden. Sie erscheinen meist stark abgerundet, häufig etwas länglich und zeigen sehr langsame, nur wenig hervortretende Formveränderungen. Ihre Grösse ist sehr variabel; die grössten zerfallen unter Längsstreckung in zwei Theilstücke. Die systematische Stellung dieser Parasiten ist nicht festgestellt; vermuthlich handelt es sich dabei um Amöben oder amöboide Jugendzustände.

Bei Oikopleuren (*Oikopleura cophocerca*) finden sich parasitäre Gregarinen (und Amöben?) zuweilen im Darmtractus. Am häufigsten scheinen sie in dem hinteren Blindsack des Rectums (vgl. p. 118) zu sitzen. Meist liegen sie frei im Darmlumen, doch dringen sie auch in die Wandungen ein, ohne sie aber, wie es scheint, vollständig durchsetzen und in die Leibeshöhle gelangen zu können. Diese parasitären Protozoen sind bisher nicht näher untersucht und bestimmt worden.

Viel weniger innig gestaltet sich der Parasitismus dann, wenn Infusorien in das Gehäuse eindringen. Dasselbe ist so weich und wenig resistent, dass die Parasiten sich leicht in demselben ganz ungehindert bewegen können (Fol). Der Appendicularie selbst scheint daraus nicht der geringste Nachtheil zu erwachsen, da sie ja ohnehin nach einiger Zeit ihr Haus verlässt, um ein neues zu bilden. Ob die Infusorien in

dem Gehäuse blos Wohnung finden oder ob sie sich von der Substanz desselben ernähren, ist nicht mitgetheilt.

Nicht mehr in den Bereich des eigentlichen Parasitismus gehört es, wenn die verlassenen Gehäuse der Appendicularien von anderen Thieren in Besitz genommen werden. Bei der ausserordentlich leichten Zerstörbarkeit der Schalen kann dies nur ganz vorübergehend der Fall sein. Resistenter ist vielleicht das gewiss ziemlich umfangreiche Gehäuse des *Megalocercus abyssorum*, und es könnte sehr wohl sein, dass es, wie Chun vermuthet, später von Phronimiden bewohnt würde (vgl. oben p. 94). In den verlassenen Gehäusen von Oikopleuren, die an einigen Tagen im Mai 1895 in ungeheuren Mengen im Hafen von Triest vorhanden waren, fand ich verschiedene Wurmlarven, Copepoden und pelagische Eier unbekannter Herkunft, die aber bestimmt keine Appendicularieneier waren. Die Larven und Copepoden verliessen bald freiwillig die Gehäuse, um frei umherzuschwimmen oder andere Schalen aufzusuchen und eine Zeitlang in ihnen zu ruhen. Auch an der Aussenseite des schwebenden und von der Appendicularie noch bewohnten Gehäuses bemerkte ich zuweilen kleinere pelagische Thiere, namentlich Copepoden, angeheftet. Doch handelt es sich dabei stets um einen ganz vorübergehenden Zustand.

Literaturverzeichniss zum zweiten Abschnitte.

Die mit * bezeichneten Abhandlungen waren mir nicht zugänglich.

(1) **Allman**, On the peculiar Appendage of Appendicularia named „Haus“ by Mertens. Proceedings of the Royal Societ. of Edinburgh. Vol. 4, p. 123. 1857–62 (6. Dec 1858).

(2) —— On the peculiar Appendage of Appendicularia, styled „Haus“ by Mertens. Quart. Journ. Microsc. Scienc. Vol. 7, p. 86. 1859.

*(3) **Barrois**, Une Appendiculaire des côtes de la Manche. Bullet. scientifique, histor. et littéraire du département du Nord. Tom. 8. Lille 1876.

(4) **Van Beneden et Julin**, Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. Arch. d. Biolog. Vol. V, 1884, p. 354—356.

(5) —— Recherches sur la Morphologie des Tuniciers. Archiv. de Biologie. Vol. VI, 1886.

(6) **W. Busch**, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. Berlin 1851, p. 118, Taf. 16, Fig. 9—11.

(7) **Ad. Chamisso et Car. Eysenhardt**, De animalibus quibusdam e classe vermium. Fasc. II. reliquos vermes continens. Nova Acta Acad. Leopold-Carol. Vol. 10, Pars II, p. 362, Taf. 31, Fig. 4. Bonn 1821.

(8) **Chun**, Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Bibliotheca zoologica, Heft I. 1888.

(8 a) —— Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. Sitzb. K. preuss. Akad. d. Wiss. Bd. 30, p. 547. 1889.

(9) **Claparède**, Beiträge zur Fauna der schottischen Küste. 2. Ueber das Haus der Appendicularien. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 10, 1860, p. 405, Taf. 32, Fig. 4 und 5.

(10) **Davidoff**, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. I. Die Reifung des Eies. Mitth. d. zoolog. Station Neapel. Bd. 9, p. 140—146. 1889—91.

(11) **Eisen**, Vexillaria speciosa n. sp. Ett Bidrag till Appendiculariornas Anatomi. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd. XII, N. 9. Stockholm 1874.

(12) **Eschscholtz,** Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter und Paul. Isis von Oken 1825, p. 736.
*(13) **Fewkes,** Zoological Excursions. 1. New Invertebrata from the coast of California. Bulletin of the Essex Institute. Vol. 21. 1889.
(14) **Fol,** Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. de la Société de Phys. et d'hist. natur. de Genève. T. XXI, 2. 1872.
(15) **Fol,** Note sur un nouveau genre d'Appendiculaires. Arch. Zoolog. expérim. T. III, 1874, p. XLIX, Taf. 18, Fig. 1—5.
(16) —— Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. Morpholog. Jahrbuch. Bd. I. 1876.
(17) —— Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Rec. Zoolog. Suisse. Tom. I. 1884.
(18) **Ed. Forbes and Syl. Hanley,** A History of British Mollusca an their Shells. Vol. 4, p. 245. 1853.
(19) **Garstang,** An attempt to elucidate the real structure and relations of Moss's polystigmatic Appendicularian. Trans. Biolog. Society Liverpool. Vol. VI. 1892.
(20) **Gegenbaur,** Bemerkungen über Pilidium gyrans, Actinotrocha branchialis und Appendicularia Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 5, 1854, p. 350.
(21) —— Bemerkungen über die Organisation der Appendicularien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 6, 1855, p. 406.
(22) **Hartmann,** Mittheilungen über Appendicularien. Sitzungsber. d. Gesellschaft Naturf. Freunde zu Berlin. 1878, p 97.
(23) **Herdman,** Report upon the Tunicata collected during the Voyage of Challenger during the Years 1873—76. Part I. Rep. on the scientif. result. of Challenger. Vol. 6. (Part 17.) 1882.
(23a) —— Part. III, ibid. Vol. 27. 1888.
(24) —— Notes on the structure of Oikopleura. Transact. Biolog. Society Liverpool. Vol. VI. 1892.
(25) **Th. Huxley,** Remarks upon Appendicularia and Doliolum, two genera of the Tunicata. Philosoph. Transact. 1851, p. 595.
(26) —— Krohn, upon the genus Doliolum and its species. Note by the Translator. Annals and Magaz. of Natur. Histor. Vol. X, 1852, p. 127.
(27) —— Further Observations on the Structure of Appendicularia flabellum (Chamisso). Quart. Journ. Microsc. Scienc. Vol. 4, p. 181. 1856
(28) —— Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere (Uebersetzt von Spengel). 1878.
(29) **Mc. Intosh,** Notes from the St. Andrews Marine Laboratory (under the Fishery Board for Scotland). 4. On the Presence of Swarms of Appendicularians. Annals and Magaz. Natur. Histor. V. Ser Bd. 20, p. 102. 1887.
(30) **Kent,** Notes on Appendicularia and the Larval Condition of an Acanthocephaloid from the Coasts of Portugal. Quart. Journ. Microsc. Scienc. Vol. 11, 1871, p. 267.
(31) **A. Kowalevsky,** Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. de l'Académ. impér. d. Sciences de St. Pétersbourg. VII. Sér. T. X. N. 15, p. 13. 1866.
(32) **Krohn,** Ueber die Gattung Doliolum und ihre Arten. Arch. f. Naturgesch. 1852, p. 62.
(33) **Lahille,** Ovogénèse des Tuniciers. Proc. Verb. de la Société d'histoire natur. de Toulouse. Séance du 20 avril 1887.
(34) —— Étude systématique des Tuniciers. Association française pour l'avancement des Sciences. Congrès de Toulouse. 1887.
(34a) —— Contributions à l'étude anatomique des Salpes. Proc. Verb. Société d'hist. nat. de Toulouse. 7 mars 1888.
(35) **Langerhans,** Zur Anatomie der Appendicularien. Monatsber. der kgl. preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1877, p. 561.
(36) —— Ueber Madeiras Appendicularien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34, 1880. p. 144.
(37) **Ray Lankester,** Summary of Zoological Observations made at Naples in the winter of 1871—72. Young Appendicularia furcata. Annal. a. Magaz. of Nat. Hist. IV. Ser. Vol. 11, 1873, p. 87.

(38) **Ray Lankester,** On the Heart of Appendicularia furcata and the Development of its Muscular Fibres. Quart. Journ. Microsc. Scienc. Vol. 14, 1874, p. 274.
(39) —— The Vertebration of the Tail of Appendiculariae. Quart. Journ. Microsc. Scienc. Vol. 22, 1882, p. 387.
(40) **Bolles Lee,** Recherches sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires. Rec. Zoolog. Suisse. T. I. 1884
(41) **R. Leuckart,** Zoologische Untersuchungen. 2. Heft. Salpen und Verwandte. 1854.
(42) **Lohmann,** Vorbericht über die Appendicularien der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. Bd. I. A. 1892.
(43) **Mertens,** Beschreibung der Oikopleura, einer neuen Molluskengattung. Mém. de l'Acad. imp. d. Sciences de St. Pétersbourg. 6. Sér. T. I. 1831, p. 205. Auszug in Oken's Isis. 1836, p. 300.
(44) **Moss,** On the Anatomy of the genus Appendicularia, with description of a new Form. Transact. of Linnean Society of London. Vol. 27, 1871, p. 299.
(45) **Joh. Müller,** Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. Müller's Archiv f. Anat., Physiologie u. wissensch. Medicin. 1846, p. 106; 1847, p. 158.
(46) **Quoy et Gaimard** in **Dumont d'Urville,** Voyage de la corvette l'Astrolabe pendant les années 1826—1829. Zoologie. Bd. IV, 1833. Atlas, Taf. 26, Fig. 4—7. Auszug in Isis von Oken. 1836, p. 157.
(47) **Retzius,** Biologische Untersuchungen. Neue Folge. I 1890. Die Muskelfasern von Appendicularia. p. 81, Taf. 17, Fig. 13 u. 14.
(48) **Salvatore Lo Bianco,** Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mittheilung. der Zoolog. Station Neapel. Bd. 8, p. 426. 1888.
(49) **Sanders,** Contributions towards a Knowledge of the Appendicularia. Monthly Microscop. Journal. Vol. 11, p. 141. 1874.
(50) —— Supplementary Remarks on Appendicularia. Ibid. Vol. 12, p. 209. 1874.
(51) **Seeliger,** Einige Beobachtungen über die Bildung des äusseren Mantels der Tunicaten. Zeitsch. f. wiss. Zoolog. Bd. 56. 1893.
(52) —— Die Bedeutung der „Segmentation" des Ruderschwanzes der Appendicularien. Zoologischer Anzeiger No. 446, 1894, p. 162. Zool. Centralblatt. Bd. 2, 1895, p. 609.
(53) **Swainson,** New Form of Appendicularian „Haus". Report of Brit. Association for the Advancement of Science held at Cardiff 1891. London 1892, p 701. Auszug in Journ. Royal Microsc. Society 1892. II. Ser. 12. I, p. 197.
(54) **Ussow,** Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Die Mantelthiere. Arch. f. Naturgesch. 41. Jahrg. 1875.
(55) —— Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Tunicaten. Mém. Société imp. des Scienc. natur. de Moscou. Tom. 18. 1876 (russisch!).
(56) **C. Vogt,** Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. Sec. Mém. Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice. Mém. de l'Institut Genevois. T. II, 1854.

Während der Drucklegung sind ferner hinzugekommen:

(57) **Lefevre,** The Vertebration of the tail of Appendiculariae. Johns Hopkins Univers. Circulars Vol. 13. 1894.
(58) **Rankin,** On the supposed Vertebration of the tail in Appendicularia. Zool. Jahrb. Abth. f. Anatomie. Bd. 8, p. 289. 1894/95.
(59) **Klaatsch,** Ueber Kernveränderungen im Ektoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung. Morph. Jahrb. Bd. 23, p. 142. 1895.
(60) **Lohmann,** Ueber die Verbreitung der Appendicularien im Atlantischen Oceane. Verhdlg. d. Gesell. deut. Naturf. u. Aerzte. Lübeck 1895, II. I. p. 113.
(61) —— Zoologische Ergebnisse der Grönland-Expedition nach Dr. Vanhöffen's Sammlungen bearbeitet. III. Die Appendikularien der Expedition. Biblioth. Zoolog. Heft 20, Lief. 2. 1896.

Dritter Abschnitt.

Zweite Klasse:

Die Ascidien, Tethyodea, Ascidiacea.

I. Allgemeine Körperbeschaffenheit.

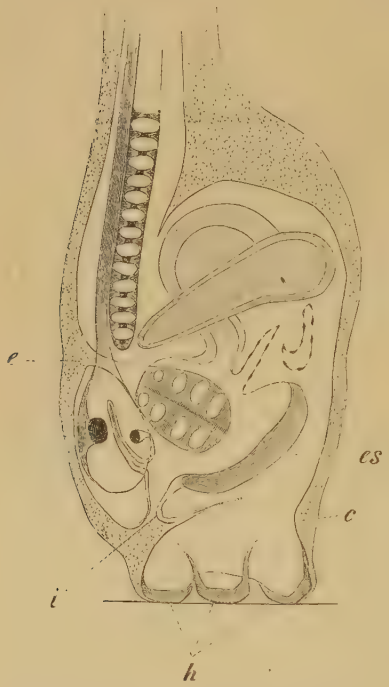
1. Der Bau.

Der Körper der ausgebildeten Ascidie entspricht nur dem Rumpfabschnitt der Appendicularien. Das Homologon des Appendicularienschwanzes erscheint dagegen als ein provisorisches Larvenorgan in der Embryonalentwicklung der meisten Formen und ermöglicht auf einem bestimmten Stadium eine selbständige freischwimmende Bewegung. Sobald die Larven geeignete Stellen gefunden haben, erfolgt unter Rückbildung des Larvenschwanzes der Uebergang zu einer dauernd festsitzenden Lebensweise. Nur bei wenigen Embryonen (Molgulidae) unterbleibt, so wie bei allen Ascidienknospen, die Ausbildung des Schwanzabschnittes vollständig. Das Fehlen des Schwanztheiles im ausgebildeten Ascidienleib und das häufige Vorkommen bei Larven haben dazu Veranlassung gegeben, die Ascidien mit den Pyrosomen, Dolioliden und Salpen, bei denen die Verhältnisse im allgemeinen ähnlich liegen, als Acopa (Gegenbaur) oder Caducichordata (Balfour) zusammenzufassen und den Appendicularien gegenüberzustellen. (Vgl. darüber oben p. 72 u. fg.).

Um die Organisation der Ascidien zu verstehen, wird man vom Appendicularienrumpf auszugehen haben. Da dieser einer freien pelagischen Lebensweise durchaus angepasst ist, erscheinen weitgehende Umwandlungen bei der festsitzenden Form als unabweisbare Nothwendigkeiten. In allen Punkten erweisen sich die Veränderungen als zum Theil wesentliche und sehr weitgehende Complicationen der einfachen Organisation des Rumpfes der Appendicularien. Diese phylogenetische Weiterbildung des Rumpfes ist um so bemerkenswerther, als sie von einer völligen Rückbildung des Schwanzabschnittes begleitet wird. Diese letztere ist freilich eine nothwendige Folge der Festheftung, denn es ist nicht einzusehen, wie ein ausschliesslich der Locomotion dienendes und so eigenartig differenzirtes Gebilde wie der Appendicularienschwanz sich phylogenetisch hätte umwandeln können, um noch der festsitzenden Form von Nutzen zu sein.

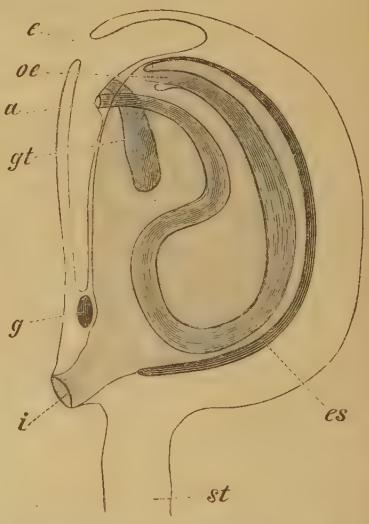
Wenn die Thatsachen der ontogenetischen Entwicklung der Ascidien auf den ursprünglichen Vorgang der Festheftung der freilebenden Vorfahrenform zu schliessen gestatten, so müsste die Fixirung mit dem vorderen Körperende erfolgt sein (Fig. 12). Mehrere Formen (*Fungulus*, *Boltenia*, *Culcolus* Fig. 13 und 14) lassen noch jetzt diese Befestigungsweise erkennen. Allmählich aber verschob sich die Festheftungsstelle auf der Ventralseite immer mehr nach hinten (Fig. 15), bis sie an das

Fig. 12.



Clavelina-Larve in Festsetzung begriffen. Nur der Vordertheil des Schwanzes ist eingezeichnet. Circa $^{120}/_{1}$.

Fig. 13.



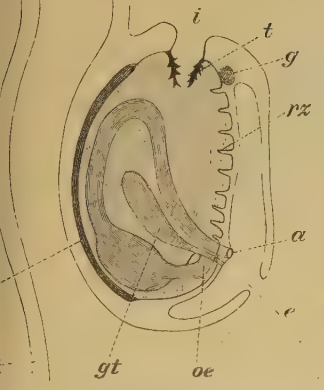
Schematische Darstellung von *Fungulus cinereus*. (Nach Herdman.)

hinterste Körperende rückte (Fig. 16). Uebrigens verhalten sich zuweilen ganz nahe verwandte Formen bezüglich der Festheftungsstelle verschieden. So ist z. B. *Ciona intestinalis* durch Mantelfortsätze des hintersten Körperendes befestigt, während *Ciona Savignyi* viel weiter vorn, der Mitte des Körpers nahe, sich inserirt. Noch auffallender erscheinen weitgehende individuelle Variationen in der Befestigungsweise. Eine allerdings schon äusserlich recht polymorph gestaltete Cynthiadee (*Polycarpa tenera*) fanden Lacaze-Duthiers und Delage bald mit dem Hinterende, bald ventral, bald wieder vollkommen seitlich festsitzend.

Im Zusammenhange mit der höheren Organisation erweisen sich die Ascidien viel mannigfaltiger gestaltet als der Appendicularienrumpf und gliedern sich zuweilen in mehrere ziemlich scharf voneinander abgesetzte

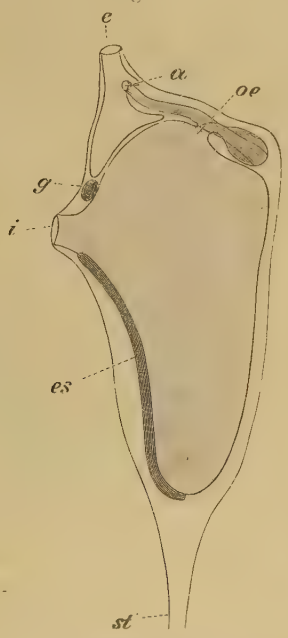
Theile. Da, wo der Kiemendarm — wie es besonders häufig bei den solitären Ascidien der Fall ist — so umfangreich entwickelt ist, dass er sich nahezu durch die ganze Länge des Thieres erstreckt, erscheinen auch die gesammten Eingeweide in seinem Bereich gelagert, und eine Gliederung in hintereinander gelegene Abschnitte fehlt daher (Textfig. 18). Bei anderen Formen liegen der Verdauungstractus, Herz und Geschlechtsorgane in dem mehr oder minder scharf abgegrenzten Hinterkörper, während der Vorderabschnitt vom Kiemendarm und den Peribranchialräumen resp.

Fig. 14.



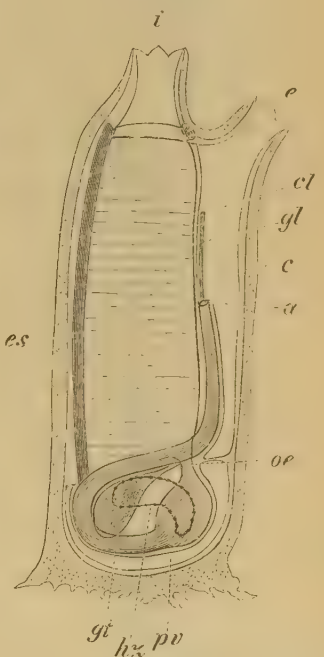
Schematische Darstellung einer *Boltenia*.

Fig. 15.



Schematische Darstellung einer *Corynascidia*. (Nach Herdman.)

Fig. 16.



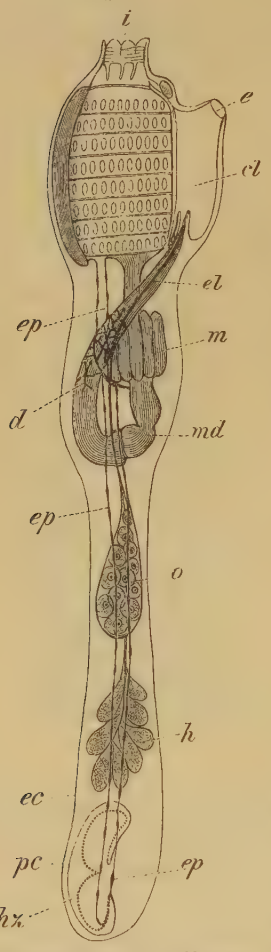
Schemat. Darstellung einer *Ciona*.

In Fig. 13—15 bedeuten die Aussenconturen die Aussengrenzen des Cellulosemantels; das ektodermale Hautepithel ist nicht besonders eingezeichnet.
a = After; *c* = äusserer Cellulosemantel; *cl* = Cloake; *e* = Egestionsöffnung; *es* = Endostyl; *g* = Ganglion; *gl* = Eileiter und Samenleiter; *gt* = Geschlechtsorgane; *i* = Ingestionsöffnung; *h* = Haftpapillen; *hz* = Herz; *oe* = Oesophagus; *pv* = Perivisceralhöhle; *rz* = Rückenzapfen; *st* = Stiel; *t* = Tentakel.

der Cloake ganz ausgefüllt ist (Textfig. 19). Man pflegt den vorderen Leibesabschnitt als Thorax, den hinteren als Abdomen zu bezeichnen. Bei vielen Synascidien geht die Sonderung noch weiter, indem die Geschlechtsorgane und das Herz weiter nach hinten rücken und hinter die Region der Darmschlinge gelangen (Textfig. 17). So entwickelt sich ein dritter Postabdomen benannter Körperabschnitt, während das Abdomen, das durch die Lage des Verdauungstractus bestimmt ist, zum

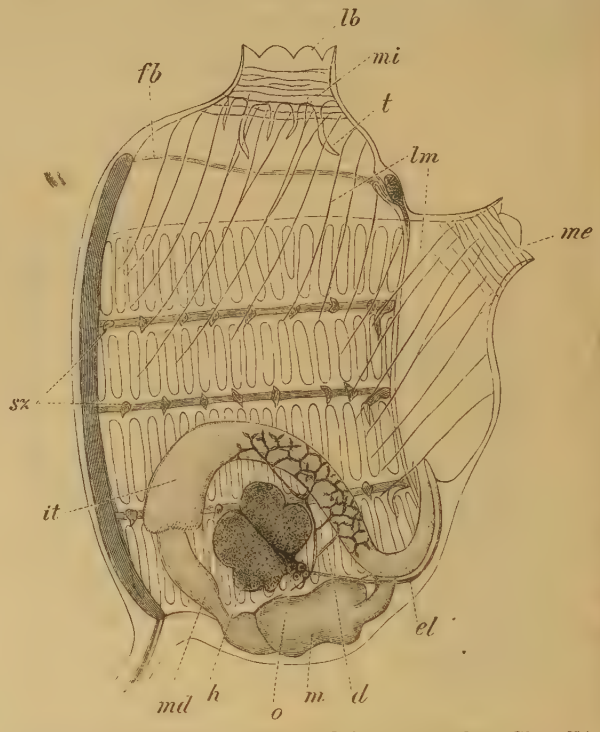
Mittelstücke wird. Doch stellen die ein-, zwei- und dreigliederigen Ascidien keineswegs scharf voneinander getrennte Typen dar, sondern sind durch eine continuirliche Reihe Uebergangsformen miteinander verbunden. Einmal die ein- und zweigliederigen Formen, indem der Ver-

Fig. 17.



Schema einer in Thorax, Abdomen und Postabdomen gegliederten Synascidie.

Fig. 18.



Perophora Listeri von der linken Seite aus gesehen. Circa $^{35}/_{1}$.

cl = Cloake; *d* = darmumspinnende Drüse; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = ektodermale Leibeswand; *el* = Eileiter; *ep* = Epicardium; *fb* = Flimmerbogen; *h* = Hoden; *hz* = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *lb* = Lobi; *lm* = Längsmuskel; *m* = Magen; *md* = Mitteldarm; *mi*, *me* = Muskel der In- und Egestionsöffnung; *o* = Ovarium; *pc* = Pericardium; *sz* = Seitenzapfen des Kiemendarms; *t* = Tentakel In beiden Abbildungen ist der äussere Cellulosemantel weggelassen.

dauungstractus und die Geschlechtsorgane zum grösseren oder kleineren Theil noch im Bereich des Kiemendarmes oder frei hinter demselben gelagert sein können; und zweitens die zwei- und dreigliederigen, indem das Postabdomen, wenn es in dem einfachsten Fall diesen Namen verdient, bald auf einen strangförmigen Fortsatz des äusseren Cellulosemantels, in welchen eine Ausstülpung der ektodermalen Leibeswand eintreten kann, beschränkt erscheint (Distomidae), bald einen dreiblätterigen Bau zeigt,

aber weder Herz noch Hoden, sondern nur das Ovarium enthält (*Sigillina*), oder endlich in der entwickeltsten Form die gesammten Eingeweide ausser dem Darmcanal führt (Polyclinidae).

Gegen die Anwendung der Bezeichnungen Thorax, Abdomen und Postabdomen bei Ascidien hat Giard (Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. 1872 p. 507) nachdrücklich Widerspruch erhoben, weil diese Benennungen zum Theil bereits bei gewissen segmentirten Thieren in einer ganz anderen Bedeutung gebraucht würden. Ich glaube aber nicht, dass dadurch ein Missverständniss hervorgerufen werden könne. Wenn es auch gewiss ist, dass sich auch ohne diese Bezeichnungen bei der Beschreibung des Ascidienbaues auskommen lässt, so werde ich doch jene Namen hier verwenden, da ich meine, dass damit die Darstellung nur an Deutlichkeit gewinnen kann.

In einer dem Appendicularienrumpf entsprechenden Weise ist auch der Ascidienleib bilateral symmetrisch gebaut. Aeusserlich erscheint allerdings zuweilen die Symmetrie recht beträchtlich gestört, besonders infolge umfangreicher einseitiger Wucherungen und Verdickungen des äusseren Cellulosemantels; immerhin aber lässt sich die Medianebene auch am uneröffneten Thiere aus der Lage der beiden Körperöffnungen (Ingestions- und Egestionsöffnung) stets mehr oder minder genau bestimmen. Im Innern prägt sich die Bilateralität vornehmlich im Bau des Kiemendarmes und in der Lage des Ganglions und der Peribranchialräume aus. Der Endostyl kennzeichnet die Bauch-, das Ganglion die Rückenseite; rechts und links vom Kiemendarm breiten sich die Peribranchialräume aus, um sich dorsal zum unpaaren Cloakenabschnitt zu vereinigen (Fig. 5 und 6, Taf. VII). Die in den Kiemendarm führende Ingestionsöffnung bestimmt stets das Vorderende; die Egestionsöffnung der Cloake liegt immer dorsal, mehr oder minder weit nach hinten verschoben oder der ersteren genähert.

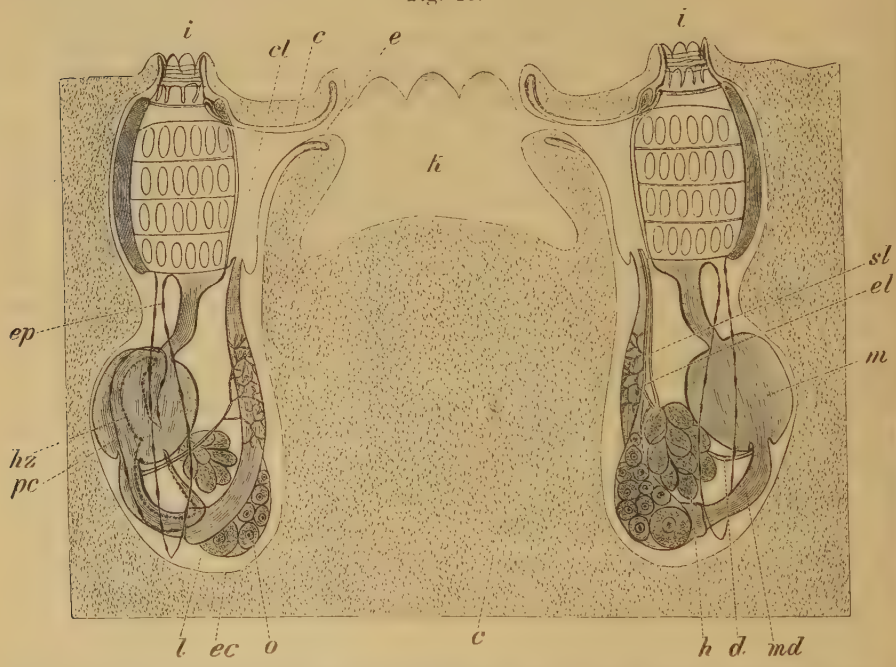
So wie in der äusseren Form treten auch im inneren Bau häufig sehr weit gehende Störungen der bilateralen Symmetrie auf; sie betreffen vorwiegend den Verdauungstractus und den Geschlechtsapparat und berühren nur wenig den Kiemendarm. Der ganze Verdauungstractus und die gesammten Geschlechtsorgane können bei manchen Formen vollständig in die eine Körperhälfte hinüberrücken (Textfig. 18; Fig. 4, Taf. VIII). Auch die Lage des Herzens ist oft eine ganz unsymmetrische. Die zahlreichen regulär bilateralen Ascidien beweisen aber, dass die festsitzende Lebensweise eine Bewahrung der ursprünglichen Bilateralität der freischwimmenden Vorfahrenform gestattete und weder zur Ausbildung eines radiären noch irregulären Formtypus nothwendiger Weise führen musste.

Von den vier äusseren Körperöffnungen des Appendicularienrumpfes bleibt bei den Ascidien nur eine ziemlich unverändert bestehen: die Mund- oder Ingestionsöffnung. Die beiden Spiracularöffnungen vereinigen sich dagegen auf der Rückenseite zur unpaaren Egestionsöffnung der Ascidien, und das Rectum mündet nicht mehr frei an der

ventralen Oberfläche, sondern in den neugebildeten Cloakenraum. Beide Oeffnungen der Ascidien können in regelmässiger Weise von einer bestimmten Anzahl kleiner lappenförmiger Erhebungen (Lobi) umstellt sein, und dazu tritt noch an der Innenseite, etwas weiter in der Tiefe des Mundes ein Kranz kleiner Tentakel.

An der Oberfläche des Ascidienkörpers liegt der äussere Cellulosemantel. Er ist dem Gehäuse der Appendicularien homolog, weicht aber in mehrfacher Beziehung von ihm ab. Das Gehäuse

Fig. 19.



Schematischer Durchschnitt durch einen Synascidienstock. Zwei einander gegenüber liegende, zu einem System gehörende Einzelthiere sind im Längsschnitt dargestellt. *c* = äusserer gemeinsamer Cellulosemantel; *k* = gemeinsame Cloake eines Systems; *l* = primäre Leibeshöhle; *sl* = Samenleiter. Alle anderen Bezeichnungen ersieht man aus Fig. 17 und 18.

erscheint als ein für die pelagische Lebensweise so eigenartig angepasstes Organ (vgl. oben p. 96), dass es bei den festgesetzten Formen nothwendiger Weise tiefgehende Umformungen erfahren musste. Der Cellulosemantel wird zwar ebenfalls vom ektodermalen Hautepithel der Hauptmasse nach abgesondert, gleichzeitig aber treten in ihn Mesodermzellen nach Durchwanderung des Ektoderms ein und geben ihm den Werth und die Bedeutung eines Bindegewebes. Das Gehäuse kann von der Appendicularie stets freiwillig verlassen werden, bildet sich rasch immer wieder neu und erscheint auf den ersten Anblick nicht viel anders als ein im Meere freischwebender Fremdkörper, den sich das Thier zum Wohnort ausgewählt

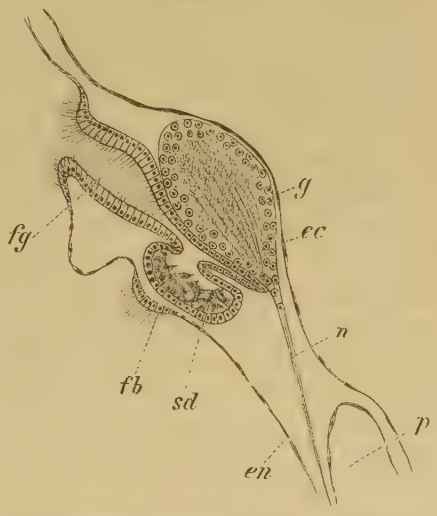
hätte. Der Mantel dagegen bleibt zeitlebens innig mit der Ascidie verbunden und gibt dem Weichkörper Schutz und eine feste Stütze. Bei den durch Knospung Stöcke bildenden Cormascidien fliessen meist die von den Einzelthieren abgesonderten Mantelsubstanzen zu einer einheitlichen Masse zusammen, in der dann die einzelnen Zooide eingebettet sind (Synascidien, Textfig. 19). Die Ingestionsöffnungen liegen sämmtlich gesondert an der freien Manteloberfläche; die Egestionsöffnungen aber verhalten sich verschieden. Sie münden entweder vollkommen unabhängig voneinander frei an der Oberfläche (Polystyelidae, *Sigillina*, einige *Distoma*), oder sie führen direct oder indirect in einen gemeinsamen Cloakenraum, der nach aussen sich öffnet. Diese gemeinsamen Cloaken (*k*, Textfig. 19) sind lediglich mehr oder minder umfangreiche grubenförmige Vertiefungen des gemeinsamen Cellulosemantels und besitzen keine besondere ektodermale Epithelauskleidung. Bei zahlreichen Synascidien erscheinen die Einzelthiere des Stockes in mehr oder minder regelmässiger Weise um die gemeinsamen Cloakenräume zu „Systemen" angeordnet.

Unter dem Cellulosemantel liegt das stets einschichtige ektodermale Hautepithel, dessen wichtigste Aufgabe die Secretion der Grundsubstanz des Mantels ist. Bei einigen Formen sollen einzelne Ektodermzellen aus dem epithelialen Verbande sich lösen und in den Mantel übertreten können.

Das centrale Nervensystem liegt als ein rundliches mehr oder minder längsgestrecktes Ganglion auf der Rückenseite des Vorderendes zwischen der In- und Egestionsöffnung. Nach hinten erstreckt sich oft ein stärkerer Nervenstrang, der, in der Medianebene verlaufend, bis in die Region der Eingeweide reicht, wo er zu einem Intestinalganglion anschwellen kann.

In unmittelbarer Nachbarschaft des Ganglions liegt die entwicklungsgeschichtlich aus der gemeinsamen nervösen Anlage hervorgegangene Flimmergrube (sog. Hypophysis). Ihr vorderes Ende öffnet sich in den Kiemendarm; das hintere ist canalartig gestreckt, liegt fast immer ventral vom Ganglion und ist mit diesem oft innig verwachsen. Als Neural- oder Subneuraldrüse (Hypophysisdrüse) bezeichnet man eine eigenartige drüsige Bildung, die gewöhnlich aus der

Fig. 20.



Schematischer Längsschnitt durch die Ganglionregion einer *Clavelina*.

ec = ektodermale Leibeswand; *en* = Entodermepithel; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *n* = Rückennerv; *p* = Peribranchialraum; *sd* = Subneuraldrüse.

ventralen mittleren oder hinteren Wand der Flimmergrube hervorgeht. (Vgl. Textfig. 20.)

Die weitgehendsten Veränderungen gegenüber den primitiven Verhältnissen der Appendicularien zeigt der Bau des Kiemendarmes und der mit ihm im Zusammenhang stehenden Räume. Die beiden Spiracularhöhlen der Appendicularien (Fig. 1, Taf. VII) werden bei den Ascidien zu den Peribranchialräumen und zur Cloake. Nur auf jugendlichen Entwicklungsstadien bestehen bei Ascidien zwei getrennte ektodermale Einstülpungen (Fig. 2 und 3, Taf. VII), die gewöhnlich schon beim ersten Auftreten ziemlich weit nach der Rückenseite zu verschoben sind. Während bei den Appendicularien eine jede Einstülpung mit dem Kiemendarm nur durch eine Spalte in Verbindung tritt, bilden sich schon bei Ascidienlarven jederseits gleich mindestens zwei Perforationen (Fig. 4, Taf. VII), häufig eine beträchtlich grössere Anzahl (Fig. 3, Taf. VII), da die Peribranchialräume sich viel umfangreicher gestalten als die Spiracularhöhlen. Im Zusammenhange mit dieser Vergrösserung gelangen die beiden Einstülpungsöffnungen immer mehr nach dem Rücken zu, bis sie sich in der Medianebene zur Bildung der unpaaren Egestionsöffnung vereinigen (Fig. 5, Taf. VII). Auf diese Weise erscheinen auch die beiden ursprünglich getrennten Peribranchialräume miteinander verbunden; der dorsale, mediane Abschnitt, der durch Verschmelzung der beiden Theile entstanden ist, wird als Cloake bezeichnet (Fig. 6, Taf. VII). Der Kiemensack wird so zu einem zweischichtigen Gebilde, das innen vom Kiemendarmepithel, aussen von der inneren Peribranchial- und Cloakalwand bekleidet ist. Bei den Didemniden sollen dagegen die embryonalen Einstülpungsränder der beiden Peribranchialräume (e_1 Fig. 3, Taf. VII) sich vollkommen schliessen und die Cloake und Egestionsöffnung als eine unpaarige Neubildung auf der Dorsalseite sich entwickeln. Auch der Endostyl erfährt bei den Ascidien eine beträchtliche Complication des Baues, und ebenso treten an der Dorsalwand und an den seitlichen Wänden des Kiemendarmes neue zum Theil recht verwickelte Faltungen und Zapfenbildungen auf, die bei Appendicularien noch vollkommen fehlten.

Der Verdauungstractus der Ascidien erweist sich den Appendicularien gegenüber durch das Auftreten der darmumspinnenden Drüse als höher entwickelt. Dieses vielfach verästelte, mit seinen Zweigen besonders das Intestinum umrankende Organ entsteht durch Ausstülpung der hinteren Magenwand oder auch vom Mitteldarm aus. Das Rectum wendet sich dorsalwärts und mündet nicht mehr an der Körperoberfläche, sondern in die Cloake.

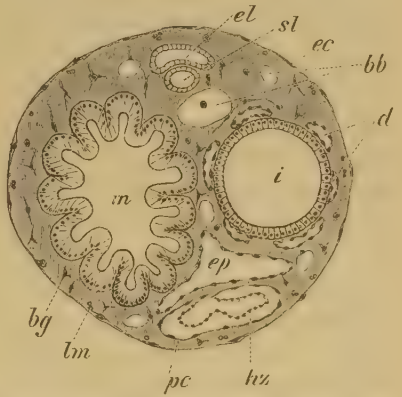
Als Leber functionirt meist ein Theil der Magenwandung. Zuweilen (Cynthinae) findet sich ein besonderer, scharf abgegrenzter Drüsencomplex, der durch feine Oeffnungen mit dem Magen im Zusammenhange steht.

Als Niere sind bläschenförmige mesodermale Gebilde zu deuten, die allseitig geschlossen erscheinen und Harn-Concretionen enthalten. Die Bläschen sind entweder zahlreich über weite Strecken der primären

Leibeshöhle vertheilt (Phallusien), oder sie vereinigen sich zu einem umfangreichen Harnsack (Molgulidae), der gewöhnlich dem Herzen nahe liegt. Die von Van Beneden versuchte Deutung der Flimmergrube und Neuraldrüse als eine Niere entbehrt vorläufig der Begründung.

Herz und Pericardium stehen im wesentlichen auf derselben Ausbildungsstufe wie bei den Appendicularien und bilden ein recht verschieden gelagertes doppelwandiges Rohr, das vorn und hinten in die primäre Leibeshöhle sich öffnet. Als Epicardium bezeichnet man eine meist paarig angelegte Ausstülpung der Kiemendarmwand. Das Epicardium legt sich häufig dem Pericardium dorsal ziemlich dicht an und kann dann einen Dorsalspalt der Herzhöhle, der zuweilen bestehen bleibt, verschliessen, sodass nur zwei Ostien offen bleiben. Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Ascidien spielt dieser den Appendicularien noch fehlende Entodermfortsatz fast überall eine wichtige Rolle.

Fig. 21.



Schematischer Durchschnitt durch das Abdomen einer zweigliederigen Synascidie. *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebszellen; *d* = darmumspinnende Drüse; *ec* = ektodermale Leibeswand; *el* = Eileiter; *ep* = Epicardium; *hz* = Herz; *i* = Intestinum; *lm* = Längsmuskel; *m* = Magen; *pc* = Pericardium; *sl* = Samenleiter.

Ein durchaus mit eigenen Wandungen versehenes, von der Leibeshöhle unabhängiges Gefässsystem fehlt stets, und das Blut kreist wie bei Appendicularien in wechselnder Richtung in den von der Bindegewebsgallerte nicht erfüllten Lückenräumen der primären Leibeshöhle. Nur hin und wieder sind, namentlich bei den grossen Formen, die Blutbahnen über weitere Strecken hin von einem feinen Endothel ausgekleidet und verlaufen an bestimmten, besonders durch den Bau des Kiemendarmes und den Verlauf der grossen Muskelzüge fixirten Stellen.

Fast alle Ascidien sind Hermaphroditen. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane sind paarig (Fig. 5 und 6, Taf. VIII) oder unpaar und in letzterem Falle häufig vollkommen asymmetrisch gelagert (Textfig. 18). Zuweilen ist die Zahl der gesonderten Geschlechtsdrüsen recht bedeutend. Hoden und Ovarium reifen öfters zu verschiedenen Zeiten; in vielen Fällen ist aber Selbstbefruchtung sehr wahrscheinlich und experimentell leicht ausführbar. Das reife Sperma gelangt meist durch einen Samenleiter in die Cloake und durch die Egestionsöffnung nach aussen. Die Eier werden entweder durch den Eileiter in der gleichen Weise entleert und entwickeln sich frei im Wasser, oder sie machen die Ausbildung bis zur geschwänzten Larve im Innern des Mutterkörpers durch. Dies geschieht meist in den Peribranchialräumen oder in der Cloake (Fig. 1 und 5, Taf. VIII):

zuweilen gelangen bei Synascidien die in Entwicklung begriffenen Eier direct in eine hernienartige Ausstülpung der Leibeshöhle und finden sich dann nach Perforation oder Abschnürung eines Theiles der ektodermalen Leibeswand im äusseren Cellulosemantel eingebettet.

Das Mesenchym, das bei den meisten Appendicularien noch vollständig fehlt, erweist sich bei allen Ascidien wohl entwickelt. Neben sehr verschieden geformten fixirten Bindegewebszellen, die die primäre Leibeshöhle mit einer homogenen oder faserigen Gallertmasse erfüllen, finden sich stets sehr zahlreiche Muskelzellen. Sie sind zu Faserzügen angeordnet, die meist in der Längsrichtung oder in den Transversalebenen ringförmig verlaufen. Auch an den beiden Körperöffnungen finden sich vollkommen geschlossene Ringmuskelzüge. Die Thätigkeit der Muskeln bedingt den Verschluss der Oeffnungen und die Contractionen des ganzen Leibes, während die gestreckte Stellung und die Erweiterung des Mundes und der Egestionsöffnung vornehmlich durch die Elasticität des äusseren Cellulosemantels hervorgerufen werden. Bei manchen grossen Formen treten die Muskelzellen so zahlreich auf, dass unter dem ektodermalen Hautepithel eine besondere aus Längs- und Ringfasern zusammengesetzte Muskelschicht zu Stande kommt, die vielfach von Bindegewebszellen durchsetzt ist.

Ausser diesen fixirten Mesenchymzellen sind überall frei im Blutstrom kreisende Blutzellen vorhanden. Ein durchgreifender histologischer Unterschied zwischen Blut- und Bindegewebszellen scheint nicht zu bestehen, und so wandern denn beide Arten Elemente durch das feine Ektodermepithel hindurch und werden zu verschieden geformten Mantelzellen.

Sieht man von den Darmhöhlen ab, so lassen sich stets folgende Körperhöhlen im Ascidienleib unterscheiden:

1. Die primäre Leibeshöhle stellt den zwischen ektodermaler Leibeswand und Darm gelegenen Raum dar und lässt sich entwicklungsgeschichtlich auf die Furchungshöhle zurückführen. Sie wird von einem Bindegewebe mit gallertartiger Zwischensubstanz ausgefüllt, sodass nur bestimmte Lückenräume als Blutbahnen bestehen bleiben.
2. Die Herzhöhle ist nur ein durch die muskulöse Herzwand unvollkommen von den Blutbahnen abgetrennter Raum und muss der primären Leibeshöhle aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen zugerechnet werden.
3. Die Pericardialhöhle, der von Herz- und Pericardialwand umschlossene Raum, steht dagegen zu keiner Zeit mit der Leibeshöhle im Zusammenhang, sondern stellt ursprünglich eine Ausstulpung des embryonalen Kiemendarms dar. Sie schnürt sich später vollkommen ab, sodass sie ganz selbständig und abgeschlossen erscheint. Herz und Pericardium entstehen also durchaus entodermal.

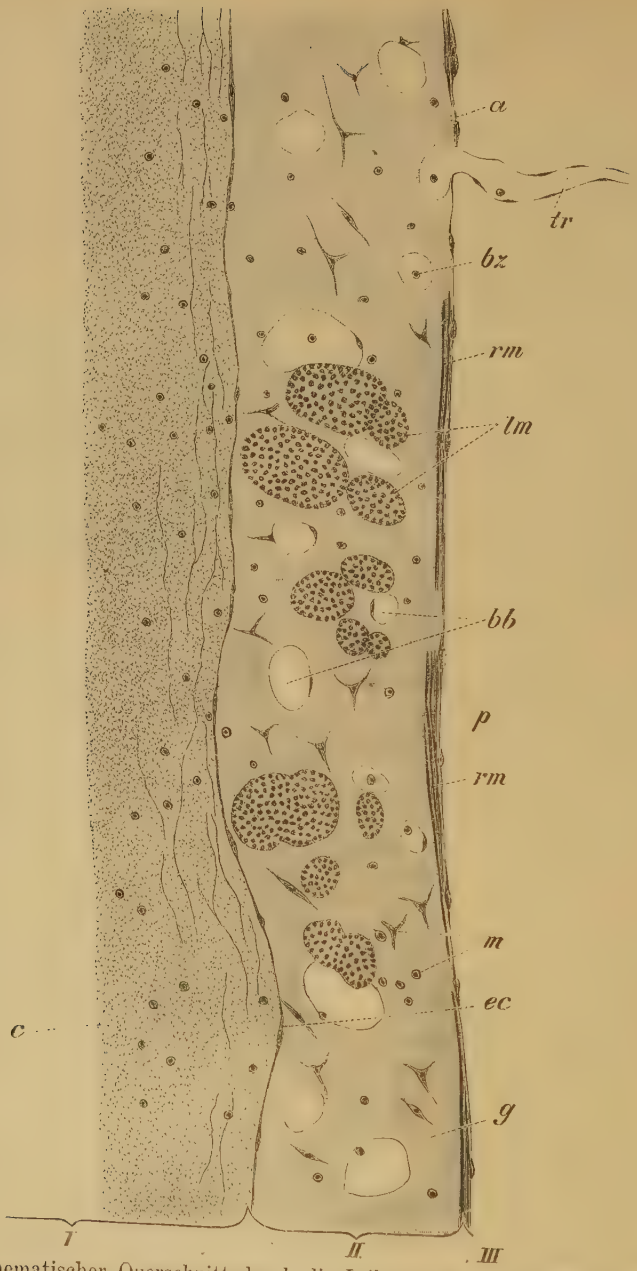
4. Die Epicardialhöhle bildet sich als Divertikel des Kiemendarmes; sie legt sich paarig an und bleibt entweder mit der Kiemendarmhöhle in Communication oder schnürt sich zu einem selbständigen Raume ab.
5. Der Peribranchialraum umgibt seitlich und dorsal den Kiemendarm und steht mit diesem durch die Kiemenspalten in Verbindung. Er bildet sich aus zwei seitlichen Ektodermeinstülpungen, die sich dorsal vereinigen, sodass ein einheitlicher Raum entsteht. Der mediane dorsale Theil wird als Cloake bezeichnet und öffnet sich durch die Egestionsöffnung nach aussen.
6. Die Höhlungen der Nierenbläschen und des Nierensackes sind allseitig abgeschlossene Räume, die auf frühen embryonalen Stadien der primären Leibeshöhle zugehörten.
7. Die Höhlungen der Geschlechtsdrüsen und deren Leitungsapparate entstehen entwicklungsgeschichtlich ebenfalls in der Weise, dass Mesenchymzellen zu Bläschen zusammentreten, die anfänglich geschlossen sind und später erst durch Ei- und Samenleiter in die Cloake sich öffnen. Die Sexualzellen differenziren sich aus den Wandzellen der primären Bläschen.

Daraus erhellt der völlige Mangel einer den Vertebraten zu homologisirenden enterocölen Leibeshöhle bei den Ascidien. Die Höhlungen der Geschlechtsapparate der letzteren, wie Van Beneden will, als enterocöl zu deuten, entbehrt jeder entwicklungsgeschichtlichen Grundlage. Nur in der Schwanzmuskulatur der Ascidienlarven lässt sich, so wie im Appendicularienschwanze, eine ursprüngliche epitheliale Anordnung der Zellen des mittleren Keimblattes nachweisen. Doch handelt es sich stets um ein einschichtiges Muskelblatt, das niemals einen besonderen von der primären Leibeshöhle verschiedenen Cölomraum begrenzt.

In älteren zoologischen Werken findet man den Schichtenbau des Ascidienleibes in einer wesentlich anderen Weise aufgefasst, als es hier geschehen ist, und da die ältere Terminologie auch noch in zahlreichen neuesten Schriften wiederkehrt, dürfte eine Klarstellung des Gegensatzes auch an dieser Stelle nicht überflüssig erscheinen. Schon Cuvier (1815) und Savigny (1816) hatten den Nachweis geliefert, dass der Körper der grossen Monascidien im wesentlichen aus drei einander umschliessenden Schichten bestehe. Die innerste, in den Darmcanal sich fortsetzende wird durch den Kiemensack dargestellt, dessen Bedeutung als umgebildeter vorderster Darmabschnitt von den älteren Autoren allerdings nicht erkannt worden war (vgl. oben p. 39). Dieser Kiemensack ist nunmehr als zweischichtig erwiesen worden: seine Wandungen werden innen vom entodermalen Kiemendarm, aussen vom ektodermalen inneren Peribranchial- resp. Cloakalepithel gebildet.

Die beiden äusseren Schichten stellen zusammen die Leibeswandungen dar (Textfig. 22). Namentlich bei den mit Alkohol conservirten Thieren

Fig. 22.



Halbschematischer Querschnitt durch die Leibeswand einer *Ciona*. Circa $^{260}/_{1}$. Nur die tieferen Lagen des äusseren Cellulosemantels sind eingezeichnet.
a = äussere Peribranchialwand; *bb* = Blutbahnen; *bz* = Blutzellen; *c* = äusserer Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *g* = Gallerte, die primäre Leibeshöhle erfüllend; *lm* = Längsmuskelzüge; *m* = Mesenchymzellen; *p* = Peribranchialraum; *rm* = Ringmuskel; *tr* = Trabekel, *I* = Tunica externa; *II* = Tunica interna; *III* = Tunica tertia Milne Edwards'.

trennt sich sehr leicht der äussere Cellulosemantel von dem feinen ektodermalen Hautepithel ab, während das letztere mit der die Leibeshöhle erfüllenden Gallertmasse und den in dieser lagernden Muskeln verbunden bleibt. Als die äusserste Schicht, Tunica externa oder Testa, hat man daher zumeist lediglich den Cellulosemantel bezeichnet, während man als zweite Schicht oder Tunica interna, Tunica muscularis, Muskelsack, Mantel, die vom ektodermalen Hautepithel und von der äusseren Peribranchialwand begrenzten Gewebe zusammenfasste. (Herdman und Andere.)

Milne Edwards hatte in verhältnissmässig nur wenigen Fällen (z. B. *Clavelina*) die äussere Peribranchialwand als eine besondere Membran nachweisen können; er rechnete sie aber dann nicht der Tunica muscularis zu, sondern betrachtete sie als eine selbständige Schicht und nannte sie Tunica tertia. Milne Edwards' Auffassung, die von ihm vielleicht nicht vollständig klar dargelegt wurde, ist später mehrfach missverstanden worden, und man hat seine Tunica tertia irrthümlich mit dem Kiemensack identificirt (Roule), obwohl sie dasselbe Gebilde darstellt, das Huxley (1857) als „Arterienhaut" und Bronn in der ersten Auflage dieses Werkes als „dritte Schicht oder Brustsack" bezeichnet haben. R. Hertwig, der die wahre Bedeutung der verschiedenen Leibesschichten richtig erkannte (1872), wollte am liebsten die verschiedenen Tunica-Bezeichnungen gänzlich eliminirt wissen, unterschied aber doch eine Tunica tertia parietalis (äussere Peribranchialwand) von einer Tunica tertia visceralis (innerer Peribranchialwand).

Jedenfalls sind alle diese alten Bezeichnungen jetzt überflüssig geworden, und es lässt sich ohne sie vollständig auskommen. Im besonderen scheint mir die namentlich von englischen Forschern noch jetzt übliche Anwendung der Benennung „Mantel" im alten Savigny'schen Sinne, die sich mit Milne Edwards' Tunica interna oder secunda deckt, unzweckmässig zu sein. Ganz abgesehen davon, dass Verwechselungen mit dem äusseren Cellulosemantel, der von vielen Autoren meist abgekürzt einfach als Mantel bezeichnet wird, unvermeidlich sind, lässt sich jene Bezeichnung darauf zurückführen, dass die betreffenden Schichten des Ascidienkörpers irrthümlicherweise mit dem Mantel der Mollusken homologisirt wurden, während man den Cellulosemantel mit der Molluskenschale verglich und daher auch Testa nannte.

Es ist nicht ohne Interesse, zu sehen, wie die oben erwähnte Eigenthümlichkeit, dass die sog. Tunica externa und interna der Ascidien im conservirten Thier scharf voneinander getrennt erscheinen, als ein wichtiges oberstes Eintheilungsprincip der gesammten Tunicaten verwerthet werden konnte. Im Gegensatze zu den Ascidien erscheinen nämlich bei den meisten Salpen die beiden Schichten der Leibeswandung fester und inniger miteinander verbunden, so dass sie sich nicht so leicht voneinander lösen wie dort. Fleming (1820) glaubte darin einen durchgreifenden Gegensatz zweier Hauptgruppen gefunden zu haben und unter-

schied einmantelige (*Monochitonida*) und doppelmantelige Tunicaten (*Dichitonida*). Zu den letzteren zählte er ausser allen Ascidien die Pyrosomen, zu den ersteren nur die Salpen. In Wirklichkeit ist aber diese Verschiedenheit eine nur ganz unwesentliche, und der Schichtenbau der Leibeswandungen ist — von Verschiedenheiten der Muskulatur abgesehen — überall der gleiche. Ueberdies kommen sowohl bei Ascidien als auch bei Salpen alle Uebergänge zwischen einer sehr innigen Verwachsung und einer nur losen Nebeneinanderlagerung der beiden Schichten vor und zwar mitunter bei ganz nahe verwandten Formen. Unter den Ascidien verhalten sich *Polycarpa tenera* Lac. und Delage, *Styela*, *Perophora* und *Chelyosoma* wie typische „Monochitoniden", während andererseits nach Bronn *Salpa vaginata* Chamisso ebenso getrennte Schichten wie die „Dichitoniden" besitzt.

Die oben (p. 159) angedeutete Orientirung und Bezeichnung der Körperregionen des Ascidienleibes charakterisirt sich in folgender Weise: Die Mund- oder Ingestionsöffnung bestimmt das Vorderende, während mit dem entgegengesetzten hinteren sehr häufig die Festheftung vermittelt wird. Der Endostyl kennzeichnet die Ventralseite, das Ganglion und die Egestionsöffnung liegen dorsal; und damit sind auch rechts und links definirt. Diese Axenbezeichnung ist durch die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen wohl begründet und findet sich fast ausnahmslos in der neuesten Literatur angewendet. Sie steht im scharfen und sehr bemerkenswerthen Gegensatz zu den Auffassungen der älteren Tunicatenforscher.

Die Versuche, die systematische Stellung und die Verwandtschaftsbeziehungen der Ascidien durch eine vergleichend anatomische Betrachtung wissenschaftlich zu begründen, führen auf Cuvier zurück. Cuvier glaubte, im Ascidienbau den Molluskentypus nachweisen zu können und stellte die Ascidien im System unmittelbar neben die Lamellibranchiata (vgl. oben p. 33 und 45). Dabei gab er den Tunicaten eine derartige Orientirung, dass er die wahre Ventralseite (Endostylseite) als Rücken, die wahre Dorsalseite als Bauch bezeichnete. Hierin sind ihm Savigny und später auch Hancock gefolgt, und schon der erstere hält bei der Vergleichung mit Mollusken auf eine bestimmte und feste Bezeichnung auch der übrigen Körperaxen. Stets erscheint bei ihm die Ascidie so orientirt, dass ihr Vorderende nach oben, das Hinterende nach unten gerichtet ist. Dabei ist zu beachten, dass bei Savigny, sowie bei den meisten späteren französischen Autoren *„haut"* und *„bas"* genau mit den jetzt üblichen und von mir hier angewendeten Bezeichnungen „vorn" und „hinten" übereinstimmen, während statt „ventral" sehr häufig *„avant"* (vorn), statt „dorsal" *„arrière"* (hinten) gebraucht wird. Bei der Vergleichung der Ascidie mit der Muschel mussten die In- und Egestionsöffnungen der ersteren mit den Siphonen der letzteren zusammengehalten werden. Es ist Savigny nicht entgangen, dass die von ihm und Cuvier als Rücken

der Ascidie bezeichnete Region dann nothgedrungen dem Bauch und nicht dem Rücken der Bivalve, die rechte Seite der ersteren dagegen der linken der letzteren entsprechen (vgl. oben p. 41).

Von hervorragenderen Tunicatenforschern hält gegenwärtig wohl nur noch Lacaze-Duthiers an Cuvier's Auffassung fest, dass Ascidien und Lamellibranchiata in den nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander stehen. Um den oben erwähnten verwirrenden Consequenzen, zu welchen die Orientirung des Ascidienkörpers durch Cuvier und Savigny geführt hat, auszuweichen, hat Lacaze die Ascidien in einer genau entgegengesetzten Weise orientirt. Er hat seine Auffassung, die im einzelnen von den älteren Anschauungen mehrfach abweicht, bereits 1874 ausführlich dargelegt und hält auch in seinem letzten grossen Ascidienwerk, das er in Gemeinschaft mit Y. Delage (1892) publicirte, an seiner alten Bezeichnung der verschiedenen Körperregionen der Ascidie im wesentlichen fest, obwohl sein Mitarbeiter sich dieser Ansicht nicht anschliessen konnte. Das eigentliche Vorderende der Ascidie erscheint bei Lacaze nach unten gekehrt, das entgegengesetzte wird als „oberes" (*haut*) bezeichnet; die Endostylseite bestimmt ihm „*avant*" (= ventral), die Ganglionseite „*arrière*" (= dorsal). Rechts und links decken sich also mit der Savigny'schen Bezeichnung.

Die richtige Orientirung des Ascidienkörpers findet sich bereits bei Milne Edwards, nur dass die jetzt übliche Terminologie nicht immer consequent durchgeführt erscheint. Die Entwicklungsgeschichte der Ascidien gibt darüber sicheren Aufschluss, wie die verschiedenen Körperregionen zu bezeichnen und mit denen anderer Thiertypen zu vergleichen sind. Darnach kann nicht der leiseste Zweifel bestehen, dass das durch die Ingestionsöffnung bestimmte Körperende das vordere und nicht das hintere ist, und dass das centrale Nervensystem die Rückenseite kennzeichnet und nicht den Bauch.

Die nachfolgende kleine Tabelle gibt einen deutlichen Ueberblick über die eben auseinandergesetzten verschiedenen Orientirungsweisen und Bezeichnungen der Ascidien bei den Autoren.

Richtige Orientirung	Orientirung nach Savigny (Hancock)	Orientirung nach Lacaze-Duthiers
Vorn	Oben = vorn (haut)	Unten = hinten (bas)
Hinten	Unten = hinten (bas)	Oben = vorn (haut)
Ventral	Dorsal	Ventral (avant)
Dorsal	Ventral	Dorsal (arrière)
Rechts	Links	Links
Links	Rechts	Rechts.

2. Die Körperform.

Die Form des Ascidienkörpers ist stets recht einfach und zeigt niemals eine reichere äussere Gliederung. Das hat bereits Savigny (1816) richtig hervorgehoben, indem er sagt: „Les Ascidies ont l'aspect uniforme."

Seither sind wir zwar mit einer sehr grossen Zahl neuer Species bekannt geworden, die die Aufstellung nicht nur neuer Gattungen, sondern auch neuer Subfamilien und Familien nothwendig machten, immerhin aber besteht der Ausspruch noch jetzt zu Rechte. Innerhalb der durch das Fehlen complicirt gestalteter Formen bestimmten Grenzen erweist sich aber die äussere Gestalt der Ascidien recht mannigfach.

Verschiedene Formtypen. 1) Als die Grundform wird die cylindrische oder schlauchförmige anzusehen sein (z. B. *Ciona*), und sie ist es, welche Baster (1760) dazu veranlasst hat, den Genusnamen „*Ascidium*" aufzustellen (vgl. hierüber oben p. 24). Im einzelnen kann die Schlauchform sehr verschiedene, durch alle möglichen Zwischenformen verbundene Modificationen darbieten, indem die Längen der verschiedenen Axen erheblich variiren. Sie erscheint mehr oder minder langgestreckt (z. B. *Pelonaia*) und wird zuweilen, namentlich unter den Synascidien, spindelförmig fein und selbst nadelähnlich (z. B. manche *Aplidium*).

2) Bei Verkürzung der Längsaxe erscheint die Sackform immer gedrungener, mehr oder minder unregelmässig gestaltet. Gewöhnlich ist die Hauptaxe die längste, die Lateralaxe die kürzeste; zuweilen aber sind die Grössenunterschiede der verschiedenen Axen nur sehr gering, und der Körper gewinnt dann entweder eine würfelähnliche (*Polycarpa aspera* Herd.) oder bei gleichzeitiger allseitiger Abrundung eine eiförmige, ellipsoide und selbst kugelähnliche Gestalt (z. B. *Molgula Forbesi* Herd., *Eugyra Kerguelenensis* Herd.).

3) Bei Verjüngung des einen und gleichzeitiger Verdickung des andern Körperendes geht die Schlauchform in eine ausgeprägte Keulenform über. Es lässt sich unschwer der Nachweis führen, dass diese letztere in verschiedenen Gattungen selbständig und unabhängig entstanden ist. Sehr häufig erscheint das frei emporragende Ende, das die Mundöffnung trägt, zugespitzt und das festgeheftete Hinterende erweitert (*Pelonaia*, *Abyssascidia, Polycarpa sulcata* Herd. und viele andere), aber viel ausgeprägter findet sich die Keulenform gerade in umgekehrter Stellung bei mächtig entwickelten freien und stark verjüngten festsitzenden Körperenden (z. B. *Clavelina*, *Rhopalaea, Styela clava* Herd., *Polycarpa pedata* Herd.).

4) Als eine weiter vorgeschrittene, von der Keulenform ableitbare Gliederung des Ascidienkörpers finden wir die Sonderung in einen Rumpf- und Stielabschnitt. Am ausgeprägtesten zeigt sich diese Differenzirung besonders bei einigen *Boltenia*, bei *Fungulus, Culeolus, Corynascidia, Hypobythius calycodes*. Durch eine lückenlose Reihe aller möglichen Uebergangsstadien sind diese extremen Formen mit den zuletzt beschriebenen verknüpft. So wie schon die Keulen- oder Pyramidengestalt innerhalb verschiedener Gattungen mehrmals selbständig sich hervorbilden konnte, ist das auch für die gestielten Formen der Fall, was sich schon daraus erschliessen lässt, dass der Stiel von verschiedenen Körperregionen ausgeht. Meist sitzt er am Vorderkörper nahe der Mundöffnung (*Boltenia, Culeolus, Fungulus*); am Hinterende inserirt er sich bei *Hypobythius*, an

der hinteren Ventralseite bei *Corynascidia*. (Vgl. hierüber auch Textfiguren 13—15, p. 156 und 157.) Bei allen in die Subfamilie der Boltenin a e gehörenden Formen wird man die Sonderung in Rumpf und Stiel auf eine gemeinsame Stammform zurückführen dürfen, die, noch keulenförmig gestaltet, am Vorderende einen stielartigen, die Festheftung vermittelnden Fortsatz entwickelt zeigte. Die jugendliche *Boltenia pachydermatina* Herd. besitzt noch eine solche weniger scharf hervortretende Sonderung der beiden Leibesabschnitte. Dass der umfangreiche, wohl abgegrenzte Stiel von *Hypobythius calycodes* Moseley erst innerhalb der Gattung eine so hohe Entwicklung erfahren hat, beweist die einzige andere bisher bekannt gewordene Species *Hypobythius Moseleyi* Herd., die keulenähnlich gestaltet ist und nur einen weniger vollkommenen Stiel besitzt. Wenn auch nicht bis zu einem so vollendeten Stadium wie bei *Hypobythius*, entwickelt sich ein stielartiger Leibesabschnitt in den Gattungen *Ascopera* und *Polycarpa*, bei *Ascopera pedunculata* und *Polycarpa viridis* Herd., und in dem allerdings sehr artenreichen Genus *Cynthia* dürften stielartige Bildungen bei mehreren Species unabhängig voneinander zur Ausbildung gelangt sein (z. B. *Cynthia Roretzii* und *C. castaneiformis* Drasche, *C. cerebriformis* Herd.). Auch die oben bereits erwähnten Stielfortsätze am Hinterende von gewissen *Stycla*- und *Polycarpa*-Species sind selbständige in diesen Gattungen aufgetretene Bildungen.

5) Die Mannigfaltigkeit der Ascidiengestalt erfährt dadurch eine erhebliche Steigerung, dass alle die verschiedenen Formtypen sich mehr oder minder weitgehend asymmetrisch entwickeln können. Häufig lässt sich die Asymmetrie als eine directe Folge der festsitzenden Lebensweise mit Sicherheit noch nachweisen. Das ist besonders da der Fall, wo die Festheftung seitlich erfolgt und einen beträchtlicheren Theil der Seitenwand des Thieres betrifft. Es erscheint selbstverständlich, dass unter solchen Umständen die Form der freien Seite sich recht verschieden von der festgehefteten entwickeln kann. Aber auch da, wo nur ein kleiner Basaltheil festsitzt oder gar ein Stiel die Befestigung vermittelt, können die frei emporragenden Seitentheile unsymmetrisch ausgebildet sein. Meistens wird man auch diese Erscheinungen darauf zurückführen dürfen, dass beide Körperseiten, durch die Nachbarschaft in verschiedener Weise beeinflusst, nicht unter genau den gleichen äusseren Existenzbedingungen sich entwickelt hätten.

Des Unterschiedes der ein-, zwei- und dreigliederigen Ascidien und der Sonderung des Leibes in Thorax, Abdomen und Postabdomen ist bereits im vorhergehenden Abschnitt (p. 157) gedacht worden, so dass ich hier nicht mehr darauf zurückzukommen brauche.

Individuelle Variationen der Körperform. Ebenfalls als eine Folge der festsitzenden Lebensweise muss es angesehen werden, dass die Ascidien eine unverkennbare Tendenz zu individuellen Variationen der äusseren Körpergestalt zeigen. Solange die Formverschiedenheiten sich in engen Grenzen bewegen und als individuelle Variationen einer Art

unschwer zu erkennen sind, bieten sie nichts Auffallendes und Eigenthümliches; ein besonderes Interesse aber beanspruchen sie dann, wenn sie so beträchtlich sind, dass erst eine genauere Untersuchung des inneren Baues die Identität der Species erweist, während der äussere Habitus auf zwei verschiedene Arten oder sogar Gattungen hinzudeuten scheint.

Gewöhnlich sind die individuellen Formverschiedenheiten nur Variationen innerhalb eines Typus der oben erwähnten Formen. Aber auch sie könnten in vielen Fällen zur Aufstellung besonderer Arten ausreichend erachtet werden, zumal dann, wenn gleichzeitig auch Unterschiede in der Färbung, dem Verhalten der Manteloberfläche und in der Grösse auftreten. Fig. 1 und 2, Taf. IX zeigen zwei derartig verschiedene Formen von *Cynthia morus* Forbes. Auch *Cynthia sigillata* Lacaze und Delage besitzt eine solche Variabilität, dass ohne Kenntniss der Zwischenformen mehrere Species aufgestellt werden würden.

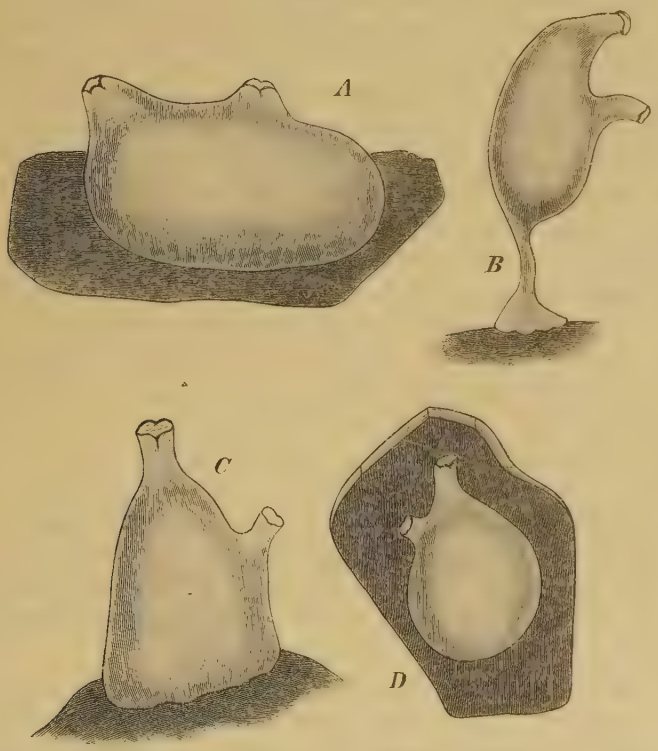
Zuweilen gestalten sich jedoch die Formvariabilitäten noch auffallender, so dass sie verschiedenen Typen nahe stehen oder auch schon zugehören. Eines der auffallendsten Beispiele hierfür ist *Styelopsis grossularia* P. Van Beneden. (Fig. 5 und 6, Taf. IX). Die Art erscheint, wie schon Alder und auch Forbes und Hanley wussten, in zwei verschiedenen Formen: als solitäre und aggregirte. Die letztere besitzt die typische längsgestreckte Schlauchform mit terminalem Mundsipho am freien Ende und festgeheftetem Hinterleib; sie findet sich stets mit anderen Individuen zu grösseren oder kleineren Aggregationen verwachsen und ist mit jugendlichen Formen besetzt. Die Solitärform ist beträchtlich kleiner, oft nur ein Drittel der anderen lang, mit breiter scheibenförmiger, membranartiger Erweiterung der hinteren Ventralseite festgeheftet, so dass die längste Axe horizontal, die Körperöffnungen auf die freie Dorsalseite zu liegen kommen. Die entwickelten Solitärformen gleichen in hohem Maasse den jugendlichen aggregirten. Lacaze-Duthiers und Delage, die sich zuletzt (1892) eingehend mit dieser Art beschäftigt haben, neigen der Ansicht zu, dass die beiden Formen nicht bereits scharf gesonderte Varietäten darstellen, sondern dass die Nachkommen beider je nach den Umständen zu dieser oder jener Form sich entwickeln können. Doch ist allerdings darüber nichts Sicheres bekannt.

Ein zweites Beispiel eines recht bemerkenswerthen Polymorphismus einer Monascidienspecies bietet *Polycarpa tenera* Lacaze u. Delage. Die Formenunterschiede sind hier so bedeutend, dass die Entdecker der Art zuerst auf Grund der äusseren Verschiedenheiten fünf provisorische Species aufgestellt hatten, die sie später nach eingehenderer Untersuchung des anatomischen Baues wieder in eine zusammenziehen mussten. Die vier nebenstehenden Textfiguren (Fig. 23 A—D) zeigen die bemerkenswerthesten Formvariationen und sind ohne weiteres verständlich. Besonders in B erweist sich überzeugend, wie die Körpergestalt, infolge der festsitzenden Lebensweise der Ascidie, von der Umgebung beeinflusst wird. Das betreffende Thier entwickelte sich zwischen zwei anderen

Ascidien, und, eingeengt durch diese, bildete sich der hinterste Leibesabschnitt zu einem langen stielartigen Organ aus, um dem eigentlichen Körper eine volle Entfaltung zu ermöglichen.

Unabhängigkeit der Körperform von der systematischen Stellung. Schon aus den bisher gegebenen Beispielen lässt sich entnehmen, dass einmal sehr entfernt voneinander stehende Arten ähnliche Körperformen haben und dass zweitens bei ein und derselben Gattung, manchmal sogar

Fig. 23.



Halbschematische Darstellung der wichtigsten Formverschiedenheiten von *Polycarpa tenera*. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.)

A. Häufigste, mit der Ventralseite festgeheftete Form. Mit Steinen und anderen Fremdkörpern bedeckt, die nicht eingezeichnet worden sind. $^5/_2$. *B*. Individuum mit stielartigem Fortsatz des Hinterkörpers, der sich zwischen zwei fremden Ascidien hindurchklemmt und die Festheftung vermittelt. *C*. Individuum mit verbreitertem Hinterende befestigt. (Die die Oberfläche bedeckenden feinen Fremdkörper sind nicht eingezeichnet.) *D*. Abgeflachtes, seitlich festgeheftetes Thier. $^1/_1$. (Die wenigen auflagernden Sandtheilchen sind nicht eingezeichnet.)

bei einer Art sehr verschiedene und zu verschiedenen Typen gehörende Formen auftreten können.

Das Vorkommen überaus ähnlicher Körperformen bei entfernter verwandten Ascidien beweist, dass selbst weitgehende innere Organisationsverschiedenheiten sich äusserlich nicht ausprägen. In der Regel wird

allerdings die Aehnlichkeit der Körperform bei im System sehr weit auseinander stehenden Arten nicht zu Verwechselungen und Irrthümern führen können. Die Beschaffenheit der Oberfläche des Cellulosemantels und vor allem der Regionen der beiden Körperöffnungen wird in den meisten Fällen schon bei äusserer Untersuchung Aufklärung geben — vorausgesetzt, dass es sich um Formen handelt, die dem Beobachter bereits bekannt waren. Ist das letztere nicht der Fall, so kann erst der innere Bau volle Entscheidung bringen. So wäre es z. B. kaum möglich gewesen, die systematische Stellung der auf der Challenger-Expedition erbeuteten gestielten Tiefseeformen *Hypobythius* oder *Corynascidia* aus dem äusseren Habitus auch nur mit einiger Sicherheit zu erschliessen.

Dass verschiedene Species einer Gattung oder einander sehr nahe stehende Gattungen zuweilen sehr schwer oder überhaupt gar nicht bei nur äusserer Untersuchung zu unterscheiden sind, wird daher weniger auffallend erscheinen. So berichtet Herdman, dass er bei der ersten Sichtung das ganze Genus *Culeolus* infolge der ausserordentlichen äusseren Aehnlichkeit mit *Boltenia* zusammengeworfen und später noch das Genus *Fungulus* von *Culeolus* nicht unterschieden hätte. Mehrfach hat sich daher bei einer genaueren Untersuchung des inneren Baues die Nothwendigkeit herausgestellt, Formen, die auf Grund ihrer äusseren Merkmale als eine Species zusammengefasst worden waren, in zwei aufzulösen (z. B. *Rhabdocynthia pallida* Heller und *Rh. papietensis* Herd.). Von besonderem Interesse ist, was Lacaze-Duthiers und Delage von *Polycarpa tuberosa* M. Gillivray berichten, die sie stets mit *Polycarpa varians* Heller identificirten. Erst bei Untersuchung der inneren Organisation erkannten sie die beiden Arten; und sie erwähnen, dass sie auch später noch, obwohl sie auf gewisse Unterschiede aufmerksam geworden waren, dennoch nicht bei nur äusserer Betrachtung beide Species sicher zu unterscheiden vermochten.

Die ausserordentlichen Formvariabilitäten einer Species oder Gattung beweisen andererseits einen hohen Grad von Unabhängigkeit der Ascidiengestalt vom innern Bau. Manche Gattungen, ja auch grössere Gruppen zeichnen sich zwar durch eine grössere Einförmigkeit und Gleichmässigkeit der Gestalt aus, wie es namentlich unter den Bolteninae bei *Boltenia* und *Culeolus* der Fall ist, im allgemeinen aber herrscht und zwar naturgemäss besonders bei den artenreichen Gattungen eine recht merkliche Tendenz zu äusseren Formverschiedenheiten. Ausser den oben schon genannten Fällen sei hier noch im besonderen auf das Genus *Cynthia* hingewiesen, von dessen äusserem Formenreichthum selbst die wenigen hier abgebildeten Arten schon eine annähernde Vorstellung geben dürften. Betrachtet man so auffallende individuelle Variationen, wie wir sie für *Cynthia, Styclopsis* oder *Polycarpa* näher kennen gelernt haben, so wird man Lacaze-Duthiers und Delage vollkommen beistimmen müssen, dass selbst ein genauer Tunicatenkenner unter Umständen eine ihm fremde Varietät einer bekannten Art beim äusseren Anblick nicht

zu bestimmen im Stande sein dürfte und sogar darüber im unsicheren sein könnte, ob das Thier eine *Cynthia* oder ein *Microcosmus*, eine *Styela* oder *Polycarpa* ist.

Aehnliche Unsicherheiten sind, wenigstens in dem Umfang, wohl kaum in irgend einem anderen Thierkreise möglich, bestimmt nicht bei freilebenden Formen, deren Körpergestalt eine so weitgehende Variabilität niemals zeigt. Aus den oben gegebenen Auseinandersetzungen über die Variabilität der Körperform ergibt sich aber auch als ein wichtiger Grundsatz, dass die Aufstellung einer neuen Ascidienspecies niemals ausschliesslich auf rein äusserlichen Merkmalen, auf einer bestimmten Modification der Form, Farbe u. dgl. beruhen dürfe. Hält man namentlich unter den älteren Speciesdiagnosen Umschau, so stösst man auf genug Beispiele, in welchen das geschehen ist, und die betreffenden Arten sollten als gut gekennzeichnete eigentlich nicht mehr angesehen werden, obwohl sie allerdings in Wirklichkeit immerhin gute Species sein könnten, wenn nämlich gleichzeitig bestimmte constante Organisationsverschiedenheiten vorhanden wären. Jedenfalls darf man erwarten, dass bei einer strengen Durcharbeitung der Ascidiensystematik, wenn sie derartigen Gesichtspunkten voll Rechnung trägt, so manche angeblich gute Species wird ausscheiden müssen.

3. Der Ascidienstock.

a. *Cormascidienstöcke und Aggregationen.*

Im Gegensatz zu den Monascidien leben die Cormascidien ausschliesslich als Thierstöcke. Der Ascidienstock (Cormus) ist die Summe aller Einzelindividuen (Personen), die durch Knospung in letzter Instanz aus einem Oozooit, d. i. das aus dem befruchteten Ei entstandene Einzelthier, hervorgegangen sind und in dauernder Verbindung miteinander bleiben. Die in den Zooiden sich entwickelnden geschwänzten Larven schwärmen aus und gründen, nachdem sie sich an näheren oder entfernteren Gegenständen festgeheftet haben, jede eine neue Colonie. Zuweilen aber unterbleibt das Ausschwärmen, und einige Larven metamorphosiren sich innerhalb des Stockes zu Zooiden, die sich zwischen die alten einfügen und so wie diese geschlechtlich und durch Knospung vermehren (Diplosomidae). In anderen Fällen schwärmen zwar alle Larven aus, setzen sich aber gelegentlich auch an dem mütterlichen Stock fest, mit dem sie innig verwachsen, während sie selbst, indem sie Knospen treiben, zur Stockbildung schreiten (Clavelinidae). So entstehen ganz einheitlich erscheinende Stöcke durch Concrescenz aus zwei oder zahlreichen Oozooiten, Stöcke, die sich in nichts, wenn nicht vielleicht durch eine bedeutendere Grösse, von den übrigen unterscheiden. Der Antheil, der von diesem oder jenem Oozooit herrührt, lässt sich nicht mehr feststellen, denn alle Zooide des ganzen Stockes sind ganz gleichartig. Nach den Angaben Giard's scheint es, dass auch zwei ursprüng-

lich getrennt sich entwickelnde junge Stöcke derselben Species durch Concrescenz zu einem sich vereinigen können, wenn sie bei ihrem Wachsthum aneinander stossen. Stöcke verschiedener Arten findet man zwar häufig vergesellschaftet dicht neben- oder übereinander, jedoch niemals innig verwachsen. Selbst bei ganz nahe Verwandten, die vielleicht nur verschiedene Varietäten derselben Species sind, tritt niemals völlige Verwachsung ein. Von Interesse ist die Beobachtung Giard's (1872, p. 591), dass die Colonien von *Botryllus Schlosseri* und *Botr. smaragdus* auch da, wo sie sich innig berühren, scharf voneinander getrennt bleiben. Die erstere Form zeichnet sich durch eine gelbe oder orange Farbe aus, die letztere ist grün in variablen Schattirungen. Es ist nun besonders bemerkenswerth, dass der Berührungsrand von *Botryllus Schlosseri* nicht orange-gelb, sondern grün verfärbt erscheint. Giard denkt an einen endosmotischen Austausch der Farbstoffe, doch dürfte es sich wahrscheinlich um ein directes Hinüberwandern der grünen Mantelzellen, die vielleicht parasitärer Natur sind, aus der einen Form in die andere handeln. Da die amöboide Bewegungsfähigkeit der Mantelzellen längst nachgewiesen ist, bietet diese Erklärung nicht die geringste Schwierigkeit.

Von den echten Ascidienstöcken sind die Aggregationen der Monascidien scharf zu unterscheiden. Während die ersteren durch Knospung entstehen, kommen die letzteren dadurch zu Stande, dass an besonders günstigen Stellen zahlreiche Larven dicht nebeneinander sich festsetzen und die definitive Ausbildung erreichen, während gleichzeitig ihre Cellulosemäntel mehr oder minder innig miteinander verwachsen. Solche Aggregationen sind mehrfach irrthümlicherweise für echte Stöcke angesehen worden. In buschförmigen Aggregationen zu sieben bis acht Stück fand Bohadsch 1761 *Ciona intestinalis* resp. *C. canina;* im Triester Hafen begegnet man Büschen von mehr als zwei Dutzend Einzelthieren. Recht verschieden erscheinen die Aggregationen der oben schon beschriebenen Varietät von *Styelopsis grossularia* Bened. (Vgl. Taf. IX, Fig. 5.) Auch *Styela gyrosa* Heller bildet häufig Pseudocolonien. Herdman (1882) fand sechs und mehr Einzelthiere mit ihren Cellulosemänteln zu einem Klumpen verwachsen, der einem unregelmässig verzweigten 9—10 cm langen Stiel aufsass. *Heterocarpa glomerata* Alder lebt selten solitär (Fig. 7, Taf. IX); meist verwachsen die dicht nebeneinander auf Felsen sitzenden Thierchen mit ihren breiteren Hinterenden so vollständig, dass nur die, die Siphonen tragenden Vorderkörper über die einheitlich erscheinende hintere Cellulosemantelschicht emporragen. Eine solche Aggregation erinnert an *Diazona* unter den Social-Ascidien und würde ohne Kenntniss ihrer Genese für einen Synascidienstock gehalten werden, dessen Zooide in einer Schicht nebeneinander angeordnet sind und, ohne Systeme zu bilden, selbständig nach aussen mündende In- und Egestionsöffnungen besitzen.

b. *Bau des Stockes.*

Die Zooide des Synascidienstockes sind so vollständig im gemeinsamen Cellulosemantel eingeschlossen, dass als charakteristische äussere Form lediglich die Gestalt des Stockes in Betracht kommt. Anders ist es bei den sogen. socialen Ascidien (im Milne Edwards'schen Sinne). Hier bleiben die Zooide fast vollkommen frei und sind nur an den Basaltheilen miteinander verbunden, so dass neben der Stockform auch die Gestalt der Einzelthiere für den äusseren Anblick von Wichtigkeit ist. Trotzdem ist aber häufig die organische Verbindung zwischen den Zooiden der socialen Ascidien viel inniger als bei den Synascidien. Bei den letzteren sind die Einzelthiere, insoweit sie vom ektodermalen Hautepithel umgrenzt werden, in der Regel vollständig voneinander gesondert, und nur zuweilen kommen secundäre Anastomosen zwischen ihren Mantelgefässen vor. Die Socialen sind zwar oftmals nur durch stoloartige Fortsätze des Cellulosemantels miteinander verbunden (häufig *Clavelina*), meist aber bleibt die embryonale Verbindung durch den ursprünglichen Stolo prolifer in nur wenig modificirter Weise erhalten, so dass auch die primären Leibeshöhlen resp. die Blutbahnen der Zooide miteinander communiciren (*Clavelina*, *Perophora*, *Chondrostachys*).

Ich stelle mir vor, dass ursprünglich überall bei Synascidien die durch Knospung entstandenen Zooide nur mit ihren hinteren festsitzenden Leibesabschnitten durch einen gemeinsamen Cellulosemantel verbunden waren, während die Vorderkörper mit selbständigen gesonderten Mund- und Egestionsöffnungen frei emporragten, in ganz ähnlicher Weise, wie es bei gewissen socialen Ascidienstöcken und Monascidienaggregationen der Fall ist. Allmählich verdickte sich der gemeinsame Mantel und umschloss die Zooide immer vollkommener, während zunächst noch die beiden Körperöffnungen eines jeden Einzelthieres an der Oberfläche gesondert bestehen blieben. Das letztere Verhalten ist bekanntlich ein wichtiges Merkmal der ganzen Familie der Polystyelidae und findet sich gelegentlich auch bei anderen Gruppen der Synascidien, so bei *Oxycorynia*, *Sigillina*, *Colella* und einigen *Distoma*. Bei *Distoma* und bei *Heterotrema* scheinen sich übrigens nicht immer alle Individuen eines Stockes ganz gleichartig zu verhalten, indem die Egestionsöffnungen der einen direct nach aussen, die der anderen in gemeinsame Cloakenhöhlen münden. Damit zeigt sich bereits eine weitere Vervollkommnung des Stockbaues angebahnt, die füglich zur Entwicklung vollkommener Systeme führt.

Die Bildung von Systemen leitet sich dadurch ein, dass die ursprünglich im Stock ziemlich gleichmässig vertheilten Zooide sich in bestimmter Weise zu gruppiren beginnen. Dabei werden, obwohl das durchaus nicht immer der Fall ist, namentlich die von denselben Mutterthieren durch Knospung entstandenen Zooide in nächster Nachbarschaft beieinander verbleiben und zu einem System sich vereinigen. Unter „System" versteht man eine Gruppe Einzelthiere im Stock,

deren Egestionsöffnungen direct oder indirect in einen gemeinsamen nach aussen sich öffnenden Cloakenraum führen. Bereits Savigny hat die Bezeichnung „système“ angewendet, und es scheint mir ganz überflüssig, diesen wohl eingebürgerten Namen durch „Coenobium“ (Giard) oder „Cormidium“ (Gottschaldt) zu ersetzen. Allerdings nannte Savigny auch eine solche Zooid-Gruppe im Stock „système“, die mehr oder minder scharf abgegrenzt erschien, jedoch, wie er meinte, einer gemeinsamen Cloakenhöhle entbehren sollte.

Gewöhnlich bestehen im Stock mehrere, oft sehr zahlreiche Systeme. Zuweilen aber scheinen, besonders in kleinen Stöcken, sämmtliche Egestionsöffnungen nur in einen einzigen gemeinsamen Cloakenraum zu führen. Damit verschwindet der Gegensatz zwischen Stock und System: der Stock besteht nur aus einem System, aber es ist, wie ich meine, nicht zulässig zu behaupten, dass Systeme fehlen. Dass Stöcke mit nur einem System nicht nur als jugendliche Entwicklungsstadien, sondern auch bei geschlechtsreifen Zooiden vorkommen können, scheint mir sehr wohl möglich zu sein. Nichtsdestoweniger wird man aber derartige Angaben mit einiger Vorsicht aufnehmen müssen, wenn sie nur auf der Untersuchung conservirten Materials beruhen. Denn auch solche gemeinsame Cloakenöffnungen und zu ihnen führende Canäle, die im lebenden Stock deutlich wahrzunehmen sind, können bei sonst vortrefflicher Conservirung der Gewebe in den Reagentien bis zur Unkenntlichkeit schwinden. So hat Savigny das Genus *Aplidium* durch den Mangel von gemeinsamen Cloaken charakterisirt*). Als später Milne Edwards (1842) einige lebende Stöcke untersuchte, fand er die Cloakenräume und trennte darauf hin das neue Genus *Amaroucium* von jenem ab. Giard (1872) hat dann den Nachweis geliefert, dass es *Aplidium* im Sinne Savigny's überhaupt nicht gäbe und dass überall gemeinsame Cloakenöffnungen vorhanden seien.

Die oben mitgetheilte Thatsache, dass in verschiedenen, weit voneinander entfernten Gruppen die Zooide der Stöcke noch mehr oder minder selbständig mit frei an der Oberfläche mündenden Egestionsöffnungen bestehen bleiben können, lässt schon darauf schliessen, dass die Bildung von Systemen mehrmals unabhängig bei verschiedenen Synascidiengruppen erfolgt sein müsse. Es wird daher auch die Aehnlichkeit der Systeme bei verschiedenen Synascidien nicht ohne weiteres gestatten, auf einen gemeinsamen phyletischen Ursprung zu schliessen, vielmehr wird sich mehrfach der Nachweis führen lassen, dass ähnliche Systeme vollkommen unabhängig voneinander entstanden sind (z. B. *Synoicum* und *Botryllus* oder *Polycyclus*).

Eine **Eintheilung der Systeme** ist von verschiedenen Gesichtspunkten aus versucht worden.

---

*) Uebrigens hält Savigny diese Gattungsdiagnose nicht consequent fest, denn bei seinem *Aplidium caliculatum* (1816. Taf. XVII, Fig. 2, 7) ist ein gemeinsamer Cloakenraum im Centrum eines Systems zu sehen.

A. Erstlich auf Grund der äusseren Form, unter welcher die Systeme bei der Betrachtung von der Oberfläche aus erscheinen. Darnach hat man als die wichtigsten Arten die folgenden unterschieden:

a. Kreisförmige oder sternförmige Systeme, in welchen die Zooide um die central gelegene gemeinsame Cloake kreisförmig oder doch wenigstens kreisähnlich angeordnet erscheinen. Die Egestionsöffnungen der Einzelthiere münden meist direct in den gemeinsamen Cloakenraum und sind daher gegen das Centrum gerichtet, während die Mundöffnungen peripher liegen. Diese Art System gilt als ein charakteristisches Merkmal der Gattungen *Botryllus* und *Polycyclus* (vgl. Taf. X, Fig. 2—5, Fig. 8), findet sich aber auch in anderen Gruppen (*Synoicum, Circinalium*). Während bei den letzteren Formen, wie fast überall bei den Synascidien, die Zooide senkrecht oder nahezu senkrecht zur Oberfläche stehen, sind bei *Botryllus* die Längsaxen in der Weise geneigt, dass die Ventralseiten der Thiere der Stockbasis zugekehrt erscheinen. Die Länge der Einzelthiere kann dann die Dicke des ganzen Stockes übertreffen.

b. Elliptische Systeme, in welchen die Zooide in mehr oder minder längsgestreckten elliptischen Linien um die Cloaken stehen. Sie vermitteln den continuirlichen Uebergang von den kreisförmigen Systemen zu der folgenden Gruppe und finden sich unter anderen bei *Botrylloides* und *Sarcobotrylloides*. Die Egestionsöffnungen der Einzelthiere führen, namentlich bei grossen Systemen, meist nicht mehr direct, sondern vermittelst canalartiger Lückenräume im gemeinsamen Mantel in die Stockcloaken.

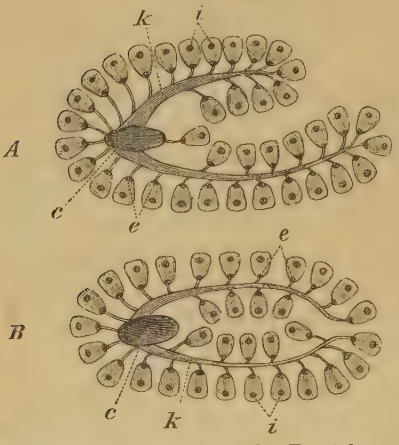
c. Mäandrische Systeme. Sie kennzeichnen sich dadurch, dass die Zooide in mehr oder minder complicirt verlaufenden, gewundenen Linien um die gemeinsamen Cloaken, welchen die Egestionsöffnungen nur indirect verbunden sind, angeordnet erscheinen. Die einzelnen Systeme des Stockes sind häufig nicht scharf voneinander abzugrenzen (*Botrylloides, Sarcobotrylloides, Amaroucium conicum* Olivi).

d. Bicyclische Systeme. Die Zooide eines Systems sind in zwei concentrischen, kreisähnlichen oder längselliptischen Linien angeordnet. Die gemeinsame Cloake liegt nicht in der Mitte des Innenkreises, sondern zwischen diesem und dem äusseren. Die Zooide des Aussenkreises haben die normale Stellung: peripher die Ingestionsöffnungen, central die Dorsalseiten mit den Egestionsöffnungen. Die Thiere des Innenkreises stehen gerade umgekehrt mit centralwärts gerichteten Mundöffnungen und peripheren Egestionsöffnungen. Die Zooide sind der gemeinsamen Cloakenhöhle indirect durch Canäle des Cellulosemantels verbunden. (Textfigur 24 *B*.) Wohl niemals besteht ein ganzer Stock ausschliesslich aus bicyclischen Systemen, sondern diese finden sich immer nur neben elliptischen oder mäandrischen (*Botrylloides*). Das erklärt sich daraus, dass entwicklungsgeschichtlich das bicyclische System aus einem der letzteren entsteht. Textfigur 24 *A* versinnlicht diesen Process: die vollständige

Abschnürung der sich einwärts krümmenden Zooidgruppe führt sofort zur Bildung des hier behandelten Systems.

e. Rautenförmige Systeme, in welchen die Zooide in rosettenförmigen Figuren um die gemeinsamen Cloakenhöhlen angeordnet sind. In kleineren und jüngeren, meist noch kreisförmig oder elliptisch erscheinenden Systemen dürften die Egestionsöffnungen der Einzelthiere noch durchweg direct in den gemeinsamen Cloakenraum münden. In den grösseren wird allmählich die Zahl der Zooide so bedeutend, dass immer complicirtere Figuren entstehen und die entferntesten Egestionsöffnungen nicht mehr direct bis zur centralen Cloake reichen können (vgl. Textfig. 25), sondern in canalartige Lückenräume des Mantels münden müssen. Am complicirtesten gestalten sich die rautenförmigen Systeme bei *Polyclinum aurantium* M. Edw., eine Form, die Giard als ein besonderes Genus *Aurantium* betrachtet hat. Die Rosette setzt sich zum Theil aus ganz geschlossenen Zooidkreisen zusammen, in deren Centren jedoch keine gemeinsamen Cloakenöffnungen gelegen sind. Sollten hier in der That nicht zahlreichere Stockcloaken vorhanden sein, als Milne Edwards angegeben hat, so müssten die äussersten Zooide des Systems durch ein verhältnissmässig so langes und complicirtes Canalsystem der centralen Oeffnung verbunden sein, wie es sich sonst im Genus *Polyclinum* kaum wiederfindet. (vgl. Textfig. 26).

Fig. 24.



Schematische Darstellung der Entstehung eines bicyclischen Systems aus einem elliptischen oder mäandrischen. *A.* Zooidgruppe in Einstülpung begriffen. *B.* Bicyclisches System. *c* = Gemeinsame Cloake. *e* = Egestionsöffnung. *i* = Ingestionsöffnung. *k* = Canalsystem des Mantels.

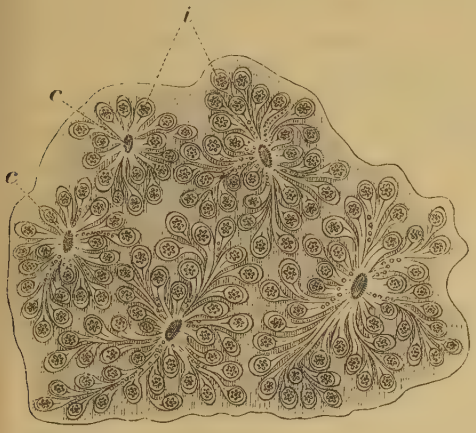
f. Gehäufte Systeme nennt Drasche die, in welchen die Zooide regellos in Gruppen um die gemeinsamen Cloaken stehen. Die einzelnen Gruppen erscheinen ziemlich isolirt, oft durch grössere individuenfreie Zwischenzonen voneinander getrennt (einige *Distoma*).

Wohl nur als eine besondere Modification dieser Systeme möchten diejenigen anzusehen sein, in welchen die Zooide nicht mehr regellos, sondern in zwei oder mehreren concentrischen Kreisen um die centralen Cloaken sich anordnen. (Vgl. *Distaplia lubrica* Drasche, Taf. X, Fig. 10; *Distoma mucosum* Dr.) Die Stellung der Zooide im Innenkreis und die Lage der gemeinsamen Cloake sind ganz verschieden von den oben beschriebenen bicyclischen Systemen.

Die gehäuften Systeme fallen dadurch sofort auf, dass sie innerhalb des Gesammtstockes eine grössere Selbständigkeit zeigen, als es sonst

meist der Fall ist. Bei *Distaplia lubrica* sind zwar die trennenden zooidfreien Zwischenzonen verhältnissmässig schmal, aber die Selbständigkeit der Systeme erscheint gerade hier deshalb besonders augenfällig, weil jedes System als ein scharf abgegrenzter Höcker hervorragt. Bei

Fig. 25.



Eine Gruppe von fünf Systemen von *Polyclinum constellatum* Sav. bei Betrachtung von der Oberfläche unter schwacher Vergrösserung. (Nach Savigny.)

Fig. 26.

Gruppirung der Zooide im Stock von *Polyclinum aurantium* M. Edw. (Nach Milne Edwards.) Nur die Ingestionsöffnungen und die gemeinsame Cloake sind eingezeichnet. $^3/_1$.

Für beide Figuren gelten folgende Bezeichnungen: c = gemeinsame Cloake. i = Ingestionsöffnungen der Zooide.

Synoicum und *Circinalium* werden wir weiter unten eine noch viel weitgehendere Sonderung der einzelnen Systeme nachgewiesen finden.

g. Unregelmässige Systeme. Die Zooide sind ganz regellos angeordnet und öffnen ihre Egestionsöffnungen in ein complicirtes Canalsystem des Cellulosemantels, das an den verschiedensten Stellen durch die gemeinsamen Cloakenöffnungen an der Oberfläche mündet. (Sehr häufig bei *Didemnum, Leptoclinum.*) Die einzelnen Systeme sind voneinander niemals scharf abgegrenzt, und für zahlreiche Zooide ist es nur nach eingehender Untersuchung möglich, zu entscheiden, welcher der Stockcloaken sie zugehören. Dazu kommt noch, dass die zu den verschiedenen Cloaken führenden Canäle miteinander in Verbindung treten können, und es bleibt in diesen Fällen fraglich, ob man überhaupt noch von „Systemen“ im Stock sprechen dürfe. Es ist vielleicht richtiger, anzunehmen, wie es ja auch vielfach geschieht, dass hier die Zooide des Stockes sich zwar indirect in gemeinsame Cloakenräume öffnen, aber wirkliche Systeme nicht bilden. —

Die hier angeführten verschiedenen Systemformen kommen durchaus nicht immer nur bei verschiedenen Species vor, sondern finden sich, wie oben schon für das bicyclische System als stets gültig bemerkt wurde, häufig nebeneinander in ein und demselben Stock. Bei manchen *Botryl-loides*-Stöcken kann man z. B. kreisförmige, elliptische, mäandrische und bicyclische Systeme dicht benachbart nachweisen; allerdings erscheint dann die erste und manchmal auch die zweite Systemform lediglich als Jugendstadium der beiden letzteren.

B. Wichtiger als die eben auseinandergesetzten Formunterschiede der Systeme sind andere Gegensätze, auf die oben schon mehrfach hingedeutet werden musste, nämlich die, ob die einzelnen Egestionsöffnungen direct oder indirect durch die Mantelcanäle in die gemeinsamen Cloakenräume sich öffnen. Darnach lassen sich einfache oder directe und zusammengesetzte oder indirecte Systeme unterscheiden. Es besteht jedoch zwischen beiden extremen Systemformen eine continuirliche Reihe Zwischenglieder.

a. Einfache oder directe Systeme. Sie sind dadurch gekennzeichnet, dass die Zooide selbst die gemeinsamen Cloakenräume umgrenzen und ihre Egestionsöffnungen direct in die letzteren münden lassen. Hierher gehören die kreisförmigen und zum Theil auch die elliptischen und rosettenförmigen Systeme. Herdman (Challenger-Report II und III) lässt die gemeinsame Cloake direct durch Verschmelzung der Egestionsöffnungen der Zooide entstehen und somit ganz vom ektodermalen Hautepithel ausgekleidet sein. Ob das jemals vorkommt, weiss ich nicht anzugeben, ich habe aber solche Stockcloaken niemals angetroffen, sondern stets ihre Basis ausschliesslich vom Cellulosemantel gebildet gefunden. (Vgl. Textfig. 19, p. 160; Fig. 1, Taf. XI.)

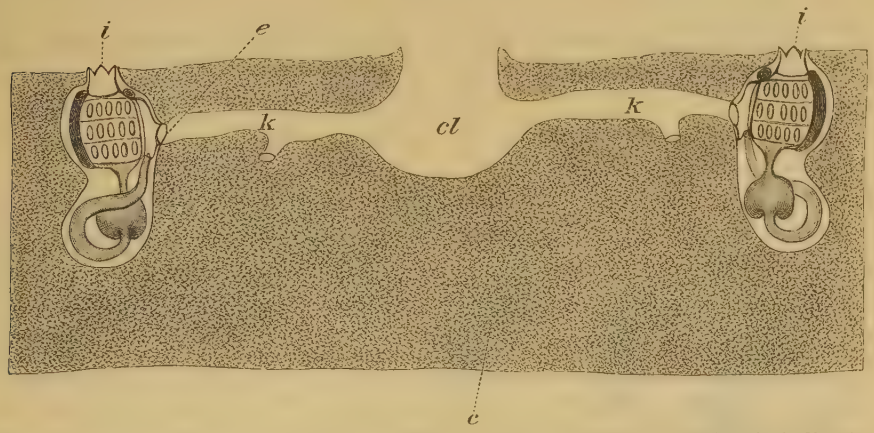
Das directe System trifft man vielleicht in der vollkommensten Form bei Botrylliden an. Die gemeinsame Cloake eines jeden Systems erweist sich lediglich als eine grubenförmige Vertiefung des Cellulosemantels, um welche die Zooide sternförmig angeordnet sind. Der Vorderrand der Egestionsöffnung eines jeden Zooids ist in einen längeren oder kürzeren zungenförmigen Lappen ausgezogen, die sog. Analzunge, so dass dadurch ein Dach für den gemeinsamen Cloakenraum gebildet wird. Alle Analzungen, sowie die gesammten Ränder der Egestionsöffnungen werden von einer nur dünnen Schicht des gemeinsamen Cellulosemantels überzogen und führen zwischen den beiden Epithelschichten in der primären Leibeshöhle eine sehr reiche mesodermale Muskulatur. (Vgl. Fig. 3, Taf. XI.) Zahlreiche feine, stellenweise in zwei Schichten übereinanderliegende Ringfasern und Quermuskeln ermöglichen eine lebhafte Beweglichkeit der Analzungen und Egestionsränder. Da aber alle Zungen durch den sie umschliessenden gemeinsamen Cellulosemantel so innig miteinander verbunden sind, dass höchstens die äussersten Spitzen frei bleiben können (vgl. Taf. XI, Fig. 4), ist die Bewegung eines jeden einzelnen Randlappens keine vollständig freie und unabhängige. Contraction oder Streckung einer Anal-

zunge wirkt auf das ganze Dach der gemeinsamen Cloake, auf die entfernteren Randtheile natürlich immer schwächer. So lässt es sich aber auch verstehen, wie die Reizung nur eines Thieres sich auf die anderen desselben Systems besonders leicht übertragen und alle Analzungen zu gleichzeitigen Contractionen veranlassen kann, eine Thatsache, die schon Renier im vorigen Jahrhundert bekannt war (vgl. oben p. 42).

Aehnlich verhalten sich *Synoicum* und *Circinalium*. Bei der ersteren Form ist der Rand der Egestionsöffnung jedes Zooids in sechs Lappen ausgezogen, von denen die drei vorderen beträchtlich grösser sind und an der Bildung des Dachs der gemeinsamen Cloake sich betheiligen. Bei *Circinalium concrescens* Giard ist nur in jugendlichen oder noch solitären Thieren die Egestionsöffnung so wie bei *Synoicum* beschaffen; bei der Bildung des Systems und der gemeinsamen Cloake gehen die kleineren hinteren Lobi und manchmal auch die vorderen verloren, so dass nach Giard (1872, p. 588) die Cloakenränder ganz glattrandig erscheinen können.

b. Zusammengesetzte oder indirecte Systeme. Sie kennzeichnen sich dadurch, dass die Egestionsöffnungen nicht direct in den

Fig. 27.



Schematische Darstellung eines Durchschnitts durch einen Synascidienstock mit indirecten Systemen.

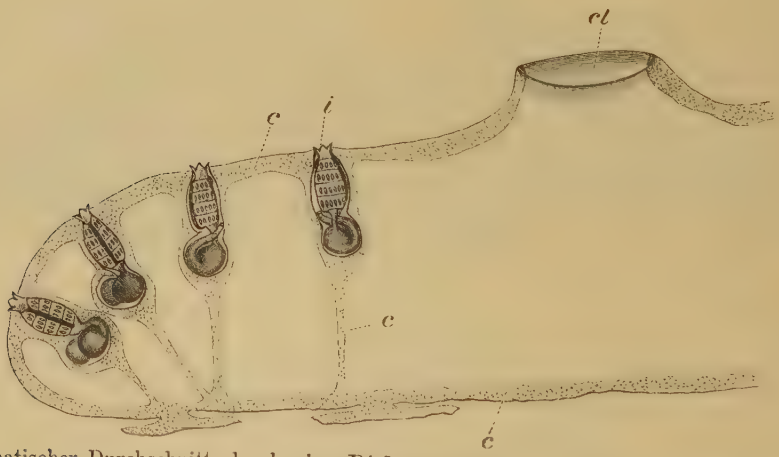
c = Gemeinsamer Cellulosemantel. *cl* = Gemeinsame Cloake. *e* = Egestionsöffnungen der Zooide. *i* = Mundöffnungen. *k* = Canalräume im Cellulosemantel, die Verbindungswege zwischen den Egestionsöffnungen und gemeinsamen Cloakenräumen. Spicula und Mantelzellen sind nicht eingezeichnet.

unmittelbar unter der gemeinsamen Cloakenöffnung gelegenen Raum führen, sondern sich in weitere oder engere, längere oder kürzere canalartige Lückenräume des gemeinsamen Cellulosemantels öffnen. Erst diese Canäle stellen die Verbindungen mit dem gemeinsamen Cloakenraum her. (Vgl. Textfig. 27.) Die Egestionsöffnungen der Zooide verhalten sich bei den verschiedenen Formen recht verschieden. Sie sind durchaus nicht immer wie in der obenstehenden Textfigur glattrandig oder trichterförmig,

sondern häufig in bestimmter Weise gelappt oder mit langen Analzungen versehen, die in manchen Fällen zur Stütze der oberen Canalwände zu dienen scheinen. (Maurice.)

Sind die gemeinsamen Cloakenöffnungen nur spärlich vorhanden und weit voneinander entfernt, so sind die zuführenden Mantelcanäle lang und oft vielfach verzweigt, um auch die entferntesten Zooide einbeziehen zu können. Da, wo sehr zahlreiche gemeinsame Cloaken vorkommen und die Zooide in der nächsten Nähe um sie herumliegen, werden die Canäle sehr kurz und sind zum Theil vom gemeinsamen Cloakenraum selbst kaum scharf zu unterscheiden: das zusammengesetzte System nähert sich dann im Bau und Aussehen einem einfachen, directen. Systeme mit solchen Verschiedenheiten können gelegentlich in ein und demselben Stocke nebeneinander vorkommen. So berichtet Herdman (1886, p. 226), dass bei seinem *Amaroucium irregulare* Var. *concinuum* auf der einen Seite des Stockes zahlreiche Systeme ganz *Botryllus*-ähnlich gestaltet seien, während auf der anderen die Zooide vollkommen regellos stehen. Bedenkt man ferner, dass, worauf oben p. 182 bereits hingewiesen wurde, auch kreisförmige, elliptische, mäandrische und bicyclische Systeme in einem Stock vergesellschaftet vorkommen können, so ergibt sich der unabweisbare Schluss, dass die Form und der Bau der Systeme als Art- oder Gattungs-Diagnosen im allgemeinen nur eine untergeordnetere Bedeutung beanspruchen dürfen.

Fig. 28.



Schematischer Durchschnitt durch eine *Diplosoma*-Colonie bei schwacher Vergrösserung. *c* = Cellulosemantel. *cl* = Gemeinsame Cloakenöffnung. *i* = Ingestionsöffnung.

Als eine besondere Modification der eben beschriebenen zusammengesetzten Systeme betrachte ich die eigenthümliche Art und Weise, wie die Zooide im Diplosomidenstock angeordnet sind. Die Stöcke bilden meist ausserordentlich dünne Krusten und bestehen aus einer Schicht senkrecht oder schräg zur Oberfläche gestellter und ziemlich regellos angeordneter Zooide. Jedes Zooid besitzt seinen eigenen besonderen Cellu-

losemantel, der sich am Hinterende in einen strangförmigen Fortsatz auszieht und muskulöse Mantelgefässe führen kann. Nur an der freien Oberfläche und an der festgehefteten Basis vereinigen sich die Cellulosemäntel der Zooide zur Bildung einer dünnen Celluloselamelle, während sie in ihren ganzen mittleren Theilen getrennt bleiben. Die Mundöffnungen der Einzelthiere durchbrechen die obere Lamelle und liegen frei an der Oberfläche, die Egestionsöffnungen münden in den grossen gemeinsamen Raum, der die Zooide umgibt und von beiden Cellulosemembranen oben und unten begrenzt wird. Dieser Raum wird als die gemeinsame Cloakenhöhle des ganzen Stockes bezeichnet und steht durch grössere Cloakenöffnungen in der oberen Membran mit der Aussenwelt in Verbindung. (Vgl. Textfig. 28.)

Giard ist der Ansicht, dass die *Diplosoma*-Colonie den ursprünglichsten Typus des Ascidienstockes, das Prosynascum, repräsentire. Dadurch, dass die weiten Räume, die die Einzelthiere umgeben, sich immer mehr verengten und zu einem feinen Canalsystem wurden, hätten sich die zusammengesetzten Systeme der Didemniden und der anderen Synascidien entwickelt und aus diesen seien endlich die geschlosseneren und einfacheren Systeme der Polycliniden und füglich auch die der Botryllen hervorgegangen. Auch die Stockform der socialen Ascidien leitet Giard vom *Diplosoma*-Prosynascum ab und lässt sie dadurch entstehen, dass die Einzelthiere eine immer grössere Selbständigkeit und freiere Sonderung erlangt hätten.

Ich kann dem *Diplosoma*-Stock eine solche Bedeutung nicht beimessen und halte ihn namentlich nicht für eine ursprüngliche, alte palingenetische Form. So wie Herdman betrachte ich ihn nur als eine besondere Art solcher Stöcke, die sich in der normalen Weise aus unregelmässigen, zusammengesetzten Systemen aufbauen. Es lässt sich ungezwungen vorstellen, wie in diesen letzteren das Canalsystem und die gemeinsamen Cloakenhöhlen sich immer umfangreicher gestalten und zu gemeinsamen Räumen ineinander fliessen konnten. Uebrigens steht auch die oben geschilderte Stockform von *Diplosoma* nicht vollkommen isolirt und unvermittelt da, sondern bildet nur das extreme Glied einer ganzen Reihe, die sich an die Stöcke mit zusammengesetzten Systemen eng anschliesst.

Die gemeinsamen Cloaken. Zeigen schon die Cloaken der directen Systeme mancherlei Verschiedenheiten und auch individuelle Variationen, obwohl hier das Cloakendach von den vorderen Rändern der Egestionsöffnungen der Zooide selbst gebildet wird, so ist das bei den indirecten Systemen, bei denen die Cloaken von den Zooiden entfernt und unabhängig liegen, in noch erhöhterem Maasse der Fall.

Sehr wechselnd erweist sich die Grösse der gemeinsamen Cloaken. Häufig sind die Oeffnungen mikroskopisch klein und messen nur Bruchtheile eines Millimeters im Durchmesser. Im conservirten Material sind sie dann oft überhaupt nicht mehr oder höchstens in Schnittserien nach-

weisbar. Befinden sich neben den kleinen Cloakenöffnungen grössere Vertiefungen, so mögen häufig genug nur diese bemerkt, die anderen aber übersehen worden sein. Grössere gemeinsame Cloakenöffnungen von 1—2 mm im Durchmesser finden sich bei vielen Formen in den verschiedensten Familien, und gelegentlich (*Leptoclinum*) mag die Oeffnung bis 3 mm lang werden. Ob aber die mehr als $^1/_2$ cm langen Cloakenöffnungen, die in manchen älteren Abbildungen zu sehen sind, wirklich so zu deuten sind und nicht vielleicht nur zufällige Spalträume im Cellulosemantel darstellen, scheint mir ungewiss zu sein.

Die Form der gemeinsamen Cloaken ist ebenfalls variabel. Meist ist die Oeffnung kreisähnlich, mehr oder minder langgestreckt oder schlitzförmig. Zuweilen erhebt sich der Cloakenrand kegelförmig oder cylindrisch (*Didemnum fallax* Lahille, einige *Diplosoma, Leptoclinum*), meist liegt er allerdings in der Höhe der Manteloberfläche. In seltenen Fällen ist die Oeffnung in regelmässiger Weise von sechs Mantellappen umstellt (*Leptoclinum speciosum* Herdman, *Lept. asteropum* Sluiter), so dass sie sternförmig erscheint und gewissen Cloaken directer Systeme ähnlich sieht. Doch besteht zwischen beiden ein wesentlicher Unterschied. Die Cloakenlappen der directen Systeme sind durch die Analzungen der Egestionsöffnungen der einzelnen Zooide bedingt, die der zusammengesetzten unregelmässigen Systeme bei *Leptoclinum* könnten nur vollständig frei und unabhängig entstandene Bildungen ausschliesslich des gemeinsamen Cellulosemantels sein.

Die Contractilität und Beweglichkeit der Ränder der gemeinsamen Cloaken ergibt sich bei den einfachen Systemen als nothwendige Folge des Baues. Bei den zusammengesetzten Systemen dagegen erscheint sie einigermaassen problematisch, obwohl bei der Untersuchung lebender Stöcke mehrfach (Giard) Contractionen beobachtet worden sind. Da die Cloaken zusammengesetzter Systeme ausschliesslich vom gemeinsamen Cellulosemantel gebildet werden, in welchem besondere Muskelzüge fehlen, kann die Beweglichkeit der Cloakenränder nur eine Begleiterscheinung von Contractionen der Zooide selbst oder der von ihnen ausgehenden muskulösen Gefässfortsätze sein. Eine andere Möglichkeit ist die, dass das Athemwasser, das durch die Egestionsöffnungen der Zooide abgeflossen ist und in den gemeinsamen Cloaken sich gesammelt hat, Bewegungen der Cloakenränder hervorrufen könnte, wenn es aus dem Stocke ausströmt. Doch wird das nur dann eintreten können, wenn die Ränder besonders zart und biegsam sind. Dass das von den Zooiden aufgenommene Wasser in der That gewisse Veränderungen und Bewegungen bewirken kann, beweisen am besten die *Diplosoma*-Stöcke. Im Leben erscheinen oft die krustenförmigen Colonien nach reicher Wasseraufnahme wie aufgebläht. Eine leise Berührung des Stockes oder auch nur die Erschütterung des Wassers genügen, um das Ausstossen des aufgenommenen Wassers und eine Contraction der gesammten Colonie zu veranlassen (Salensky, 1894, p. 375).

Die Beschaffenheit der gemeinsamen Cloaken, ihre Grösse und Contractionsfähigkeit, ist für das Vorkommen oder Fehlen von Parasiten und Commensalen von Wichtigkeit. In den durch ein bewegliches Dach geschützten Cloakenhöhlen der directen Systeme von *Botryllus* fehlen alle grösseren Parasiten ebenso wie in den Canalräumen der zusammengesetzten Systeme mit engen und dickwandigen Cloakenrändern (Giard, 1872, p. 647). Da, wo aber die gemeinsamen Cloaken durch mehrere Millimeter weite Oeffnungen zugänglich sind und nicht verschlossen werden können, sind sie überaus häufig von Commensalen bewohnt.

In Stöcken, die sich zur Ueberwinterung anschicken oder aus anderen Gründen nicht mehr volle Lebensfähigkeit zeigen, schwinden sehr leicht die Mantelcanäle, und auch die gemeinsamen Cloaken sind bald nicht mehr erkennbar, weil sie sich entweder schliessen oder vollkommen abflachen. Unter dem von verschiedenen Expeditionen erbeuteten Ascidienmaterial haben sich offenbar mehrfach derartige Stöcke befunden, und es darf daher nicht als ein charakteristisches Art- oder Gattungsmerkmal der betreffenden Formen betrachtet werden, wenn berichtet wird, dass weder Systeme noch gemeinsame Cloaken vorhanden seien. Derartige Angaben dürfen um so weniger allgemeine Gültigkeit für die ganze Species oder Gattung beanspruchen, als schon ungünstige Conservirung vollkommen normaler Stöcke vielfach hinreicht, um den Bau der zusammengesetzten Systeme unerkennbar zu machen.

c. *Form des Stockes.*

Verschiedene Stockformen. Die oben (p. 177) erwähnte Verschiedenheit in der Art der Verbindung der Einzelthiere zu Stöcken bei den sog. Socialen und Synascidien bedingt einen recht auffallenden Unterschied der Stockformen.

A. Der Stock der socialen Ascidien erscheint am häufigsten buschförmig, und die Zooide sind dann entweder ganz frei, nur an den äussersten Hinterenden durch Stolonen miteinander verbunden (*Clavelina, Ecteinascidia*) oder mit umfangreicheren Theilen ihrer Hinterkörper verwachsen (*Diazona*). Zuweilen zeigt die Colonie ein traubenförmiges Aussehen (*Chondrostachys*), oft gleicht sie einem kriechenden Wurzelgeflecht, dem die Zooide wie knollenförmige Verdickungen anhaften (*Perophora*). Ich habe bei *Perophora Listeri* die Zooide nie anders als in beträchtlicher Entfernung voneinander angetroffen, durch Zwischenräume getrennt, die stets die Dicke und oft auch die Länge der Einzelthiere übertrafen. Nach Giard (1872, p. 549 und 590) sollen dagegen die Zooide gelegentlich, wenn die Colonie beengt unter Steinen sich entwickelt, mit ihren Cellulosemänteln so innig verwachsen können, dass Synascidien-ähnliche Bildungen mit Andeutungen von Systemen entstehen. Bei der von Ritter (1893) beschriebenen *Perophora annectens* aus dem pacifischen Ocean sind sogar meistens sehr zahlreiche, wenn auch nicht

alle Zooide des Stockes bis auf die vordere Region der beiden Körperöffnungen in einen gemeinsamen Cellulosemantel eingehüllt. Mit diesen Thatsachen würde sich die oben (p. 177) geäusserte Auffassung über den Ursprung der Synascidienstöcke sehr wohl in Einklang bringen lassen. Eine scharfe systematische Trennung der socialen Ascidien von den Synascidien nur auf Grund der Stockform erscheint gegenwärtig nicht mehr durchführbar, und das Genus *Perophora* beweist, dass hier vollkommen selbständig ein nach Art der Synascidien gebildeter Stock sich entwickeln kann.

B. Der Stock der Synascidien erscheint infolge des alle Zooide und Systeme gleichmässig umhüllenden Cellulosemantels wie ein einheitlicher Körper, dessen Gestalt ähnliche Mannigfaltigkeiten zeigt wie die der einzelnen Zooide. Jedoch ist diese extreme Stockform durch eine ganz continuirliche Reihe von Zwischenformen mit solchen socialen Colonien verbunden, die, wie *Diazona*, nur unvollkommen gesonderte Einzelthiere besitzt, und es könnte dann überhaupt fraglich erscheinen, ob man die letztere Stockform noch als sociale bezeichnen dürfe oder nicht. Bezüglich der Verbindung der einzelnen Zooide zum Cormus unterscheidet sich von *Diazona* das Genus *Oxycorynia* nur durch eine etwas weiter vorgeschrittene Verdickung des gemeinsamen Cellulosemantels, so dass hier nur die vordersten Körpertheile mit den beiden Oeffnungen frei bleiben. Nicht viel anders verhält es sich in der ganzen Familie der Polystyelidae, in der stets die Egestionsöffnungen frei nach aussen münden und keine gemeinsamen Cloaken sich finden. Endlich können auch bei Synascidien mit wohl entwickelten Systemen die vordersten Körperenden der Zooide, welche die Ingestionsöffnungen führen, wenigstens im lebenden und uncontrahirten Zustande, sich ziemlich hoch über die Oberfläche des Stockes erhoben zeigen und so eine gewisse Selbständigkeit bewahren, wie es besonders anschaulich für *Morchellium argus* von Milne Edwards (1842) dargestellt wurde.

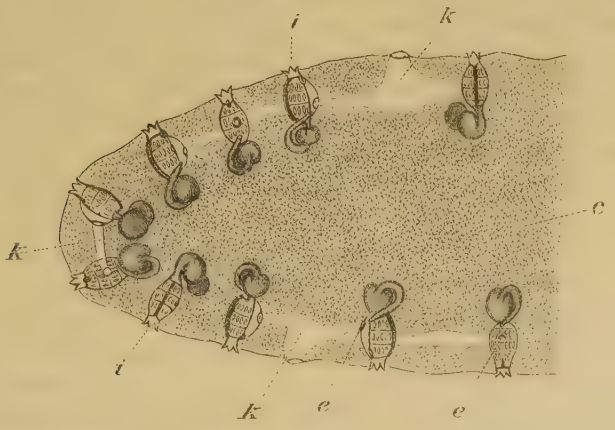
a. Hat sich die Stockform der Synascidien in der That aus ähnlichen colonialen Verbänden, wie sie die sog. socialen Ascidien aufweisen, entwickelt, so wird man als die ursprünglichste wohl die tafel- oder krustenförmige anzusehen haben, die dadurch gekennzeichnet ist, dass alle Zooide in einer Schicht nebeneinander lagern. Da der Synascidienstock mehrmals selbständig entstanden ist, findet sich auch diese Stockform in weit voneinander entfernten Gruppen wieder, die durch ganz verschiedene Knospungsarten sich fortpflanzen. Charakteristisch ist sie für *Botryllus* und *Botrylloides* in der durch palleale Knospung ausgezeichneten Familie der Botryllidae, für viele Didemnidae (*Leptoclinum*) und Diplosomidae (*Diplosoma*), die die ösophageale oder pylorische Knospung aufweisen, und sie fehlt auch nicht bei den durch Theilung des Postabdomens sich vermehrenden Polyclinidae (*Psammaplidium*). Auch bei Distomidae (einige *Cystodites*) scheinen zuweilen einschichtige krustenförmige Colonien vorzukommen. Mehrfach fehlt in diesen Stöcken,

sowie es ursprünglich überall der Fall gewesen sein muss, noch jetzt eine Gruppirung der Zooide zu scharf und deutlich umgrenzten Systemen, ja zuweilen (Distomidae) münden die einzelnen Egestionsöffnungen noch selbständig frei nach aussen.

Auf zwei eigenartige Stockformen, die fast immer nur als Modificationen der krustenförmigen Colonien auftreten, hat besonders Drasche (1883) aufmerksam gemacht. Die eine nennt er „Cormus mit blattähnlicher Zeichnung". Durch aderähnlich verzweigte schmale Vertiefungen erscheint die Oberfläche in Felder getheilt; in diesen liegen die Zooide, während die Adern von Einzelthieren frei sind und den von den einzelnen Egestionsöffnungen zur gemeinsamen Cloake führenden Sammelcanälen entsprechen. Zuweilen ähnelt ein solcher Cormus täuschend der Form eines welken dicotyledonen Blattes (Drasche). Man begegnet solchen Stöcken besonders beim Genus *Leptoclinum* (*L. coccineum* Dr.; *L. granulosum* Dr.). Ein „Cormus mit polygonaler Zeichnung" entsteht, wenn die Vertiefungen einen geradlinigen Verlauf nehmen und die Oberfläche in polygonale Felder zerlegen. (Vgl. z. B. *Leptoclinum exaratum* Grube, Fig. 11, Taf. X).

b. Bei vorschreitender Verdickung des gemeinsamen Cellulosemantels auf der basalen festgehefteten Seite geht die krustenförmige Stockform allmählich in eine polsterförmige und knollenförmige über. Die

Fig. 29.



Schematischer Durchschnitt durch eine Synascidiencolonie mit zweischichtiger Zooidanordnung.

c = gemeinsamer Cellulosemantel. e = Egestionsöffnungen der Zooide. i = Ingestionsöffnungen. k = Canäle und gemeinsame Cloakenöffnungen der Systeme.

Zooide finden sich auch in diesen meist nur in einer Schicht auf der oberen, ganz frei daliegenden Seite des Stockes. Zuweilen aber dehnen sie sich über die ganze Oberfläche aus und sind dann auch an der Unterseite anzutreffen. Ich nenne diese Stöcke zweischichtig (vgl. Text-

figur 29). Natürlich finden die Zooide nur dort die nothwendigen Existenzbedingungen auf der Unterseite, wo keine innige Verwachsung mit einem Fremdkörper erfolgt ist und wo die Colonie lose dem Sand oder Schlamm aufliegt. Doch lässt sich wohl stets die untere Fläche an der viel spärlicheren Anzahl und häufig auch an der geringeren Grösse der Zooide sofort erkennen. Derartige Stöcke treten in den verschiedensten Gruppen auf und finden sich bei bestimmten Species, während andere derselben Gattung nur einschichtig gebaut sind (*Distoma*, *Didemnum*). Wahrscheinlich kommt die zweischichtige Stockform gelegentlich auch nur als eine individuelle Variation vor. Es gibt aber auch zweischichtige zum Theil sehr abweichend geformte, stab- und bandähnliche oder scheibenförmige Synascidienstöcke, die nicht mit einer der breiten Flächen festsitzen, sondern mit einem spitzen Ende oder auch mit einem besonderen Stiel (z. B. *Goodsiria placenta* Herd., *Julinia?*). Da hier die beiden Zooidschichten unter den wesentlich gleichen Bedingungen sich entwickeln, erscheinen sie auch ziemlich gleichartig.

c. Von dem knollenförmigen Stock lassen sich der keulenförmige und gestielte ungezwungen ableiten unter der Annahme einer in gleichem Sinne immer weiter vorschreitenden Verdickung des basalen Cellulosemantels. Man trifft derartige Stöcke in den meisten Synascidienfamilien an, und verschiedene Species einer Gattung zeigen oft sehr erhebliche Modificationen des gestielten Cormus (vgl. z. B. *Colella Quoyi*, *C. pulchra*, *C. ramulosa*). Zuweilen ähnelt bei flüchtiger Betrachtung die gestielte Colonie einer gestielten Monascidie. Uebrigens kann die gestielte Stockform nicht einmal als allgemein verwerthbares Gattungsmerkmal gelten, denn häufig findet sie sich nur bei einzelnen Species, während die anderen derselben Gattung eine ganz abweichende Form besitzen (*Goodsiria*, *Morchellium*, *Amaroucium*, *Distaplia*, *Distoma*).

d. Häufig zeigen die keulenförmigen und gestielten Stöcke eine sehr ausgeprägte Tendenz, sich an ihren freien Enden zu spalten und gewissermaassen mehrköpfig zu werden; so entstehen vollkommen blumenkohlähnliche oder buschförmige Colonien (vgl. *Amaroucium proliferum* M. Edw.). Bei *Synoicum* erfolgt eine Spaltung des Stockes in die einzelnen Systeme. Die Systeme, die sich aus vier bis neun Zooiden zusammensetzen, bleiben selbständig und fast vollkommen isolirt bis auf die äussersten Hinterenden, mit denen sie untereinander zum Cormus verwachsen sind. Es verhält sich also hier jedes System im Stock in gewisser Beziehung ähnlich wie die Einzelthiere bei den sog. socialen Ascidien. Und da überdies jedes *Synoicum*-System in der Gestalt einer Einzelascidie ausserordentlich ähnlich sieht, gleicht der ganze Synascidienstock bei flüchtiger Betrachtung einer socialen Ascidiencolonie oder einer Monascidien-Aggregation. Auch bei *Chorizocormus* unter den Polystyelidae, bei denen Systeme fehlen und die Egestionsöffnungen direct nach aussen münden, ist der Gesammtcormus in einzelne durch kriechende und verzweigte Stolonen verbundene Theile gespalten und erscheint äusser-

lich auffallend der *Clavelina* ähnlich. Die Uebereinstimmung mit socialen Ascidien wird hier dadurch noch grösser, dass einzelne Zooide nicht mit ihren Cellulosemänteln zu Gruppen inniger verschmelzen, sondern vollkommen frei auf dem Stolo stehen bleiben. Eine so weit gehende Spaltung des Stockes bis auf die Einzelthiere kommt auch bei *Circinalium* vor, wo neben scharf abgesetzten, fast ganz isolirten einfachen und nach Lahille auch zusammengesetzten Systemen auch alleinstehende Zooide im Cormus sich finden. Mehrköpfige oder in einzelne Zooidgruppen und Systeme gesonderte Stöcke finden sich ferner bei *Symplegma, Sigillina* und einigen Arten der Gattung *Colella*. In allen diesen Fällen ist aber auch an die Möglichkeit zu denken, dass die besonders scharf abgegrenzten Zooidgruppen oder isolirten Einzelthiere in den gespaltenen Stöcken nicht Theile eines ursprünglichen Cormus seien, sondern dass sie sich selbständig aus Larven entwickelt hätten, die auf einem alten Stock sich festgesetzt hatten und mit ihm verwuchsen.

e. Die oben (p. 190) bereits erwähnten stab- und bandförmigen Stöcke, die als zweischichtige im ganzen Umkreise ihrer Oberfläche Zooide tragen, sind im allgemeinen in typisch ausgeprägter Form nur selten anzutreffen. Bei *Julinia* erreichen die Stöcke eine Länge von 78½ cm, und bei einer unbestimmbaren Form aus dem antarctischen Ocean, die Herdman (1886, p. 252) — (?) *ignotus* nannte, werden die Colonien über 90 cm lang. Da über die Entwicklung dieser Stockformen bisher nichts bekannt geworden ist, kann es nur vermuthungsweise ausgesprochen werden, dass es sich hierbei um ein ausserordentliches Längenwachsthum des frei emporragenden Stockendes handelt, also um eine Weiterbildung etwa der keulenförmigen Colonien. Andererseits aber liesse sich ebensogut von solchen polsterförmigen zweischichtigen Stöcken ausgehen (vgl. oben p. 189), die mit einer Breitseite der Unterlage aufliegen und in einer durch die Beschaffenheit dieser letzteren bestimmten horizontalen Richtung ausschliesslich fortwachsen. Ein Analogon dafür würden unter den Bryozoen die allerdings einschichtigen *Cristatella*-Stöcke darbieten, und unter den anderen Synascidien könnte z. B. auf gewisse Colonien von *Didemnum cereum* Giard verwiesen werden, die sich entsprechend der Form der Pflanze, der sie festgeheftet sind, bandförmig strecken. (Vgl. Fig. 1, Taf. X.)

f. Nur als eine ganz eigenartige Modification der gestielten Stöcke, die mit einem kopfförmigen, die eigentlichen Zooide tragenden Ende versehen sind, betrachte ich die flachgedrückten scheibenförmigen Colonien z. B. der *Goodsiria placenta,* die in gleichförmiger Weise auf der ganzen Oberfläche die Einzelthiere führen.

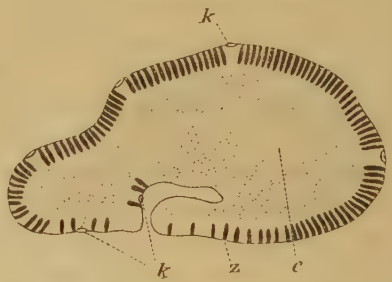
g. Einer besonderen Erwähnung bedarf die Stockform des *Coelocormus Huxleyi* Herd., weil sie Herdman mit Veranlassung gegeben hat, die Pyrosomen von dieser Synascidienform, für die eine besondere Familie aufgestellt wurde, abzuleiten. Der etwas unregelmässig länglichrunde, ungefähr 3½ cm lange, 1½—2 cm in den Queraxen messende Stock

besitzt eine grosse nach aussen mündende centrale Höhle, auf deren Grunde die einzige gemeinsame Cloakenöffnung des ganzen Stockes liegen soll. Hier münden alle die langen, den Stock durchsetzenden Mantelcanäle, mit welchen die Egestionsöffnungen der Zooide sich verbinden. Die Einzelthiere zeigen keine Gruppirung in verschiedene Systeme, vielmehr entspricht der ganze Stock nur einem System. So wie an der äusseren Oberfläche findet sich auch um die axiale Höhle eine Schicht Zooide, deren Ingestionsöffnungen frei in diesen Hohlraum führen. Darnach muss man die Centralhöhle durch eine Art Einstülpung eines Theils der oberflächlichen Zooidschicht entstanden auffassen und kann sie jedenfalls nicht, wie Herdman zutreffend bemerkt, mit der grossen Centralhöhle des Pyrosomastockes identificiren (vgl. Textfig. 30). Allerdings bleibt dann für die Vergleichung mit der Pyrosomacolonie meines Erachtens überhaupt nichts Gemeinsames mehr übrig, was nicht auch für die anderen Synascidien Gültigkeit hätte.

Fig. 30.

Schematischer Durchschnitt durch *Coelocormus Huxleyi*. (Nach Herdman.)

Fig. 31.



Durchschnitt durch einen Stock von *Didemnum* (*lobatum?* Grube). Fast $^2/_1$.

c = Gemeinsamer Cellulosemantel. *k* = Gemeinsame Cloakenöffnungen und die zuführenden Mantelcanäle. *z* = Zooide.

Ueberdies kann ich noch andere Bedenken nicht unterdrücken. Da nur ein einziges Exemplar Herdman zur Verfügung stand, scheint es mir einigermaassen fraglich, ob die Stockform desselben ohne weiteres generalisirt und als wichtige Eigenthümlichkeit der Gattung und sogar der Familie betrachtet werden dürfe. Seichtere grubenförmige Vertiefungen der freien, die Zooide führenden Stockseite kommen bei grösseren polster- und knollenförmigen Cormen gar nicht selten vor, und eine ist auch in Textfig. 31 zu sehen. Ich habe aber diese Abbildung vorzüglich deshalb hergesetzt, um auf eine tiefe centrale Höhlung zu verweisen, welche sich an der Unterseite entwickelt hat und zum Theil mit Schlamm und vegetabilischen Resten erfüllt war. Da auf der ganzen Unterseite die Zooide überhaupt nur spärlicher vorkommen, ist es begreiflich, dass sie in die Centralhöhle, wo die Existenzbedingungen am ungünstigsten sind, nur

vereinzelt und in kleineren Exemplaren sich finden. Zweifellos stellt dieser *Didemnum*-Stock nur eine individuelle Variation eines normaler Weise polsterförmigen dar, eine Variation, die vielleicht durch eine besondere Beschaffenheit der Unterlage verursacht worden sein mochte.

Ein anderes Bedenken geht dahin, ob in der That für den ganzen *Coelocormus*-Stock nur die einzige gemeinsame Cloakenöffnung auf dem Grunde der centralen Höhlung vorhanden war. Der Umstand, dass das einzige Exemplar, das aus der beträchtlichen Tiefe von 600 Faden gehoben wurde, in offenbar nicht besonders günstigem Conservirungszustand sich befand, wird einen Zweifel nicht unberechtigt erscheinen lassen, zumal wenn man bedenkt, dass kleinere gemeinsame Cloaken sehr häufig im conservirten Material überhaupt nicht mehr nachweisbar sind (vgl. oben p. 187).

Individuelle Variationen der Stockform. Ueber das Vorkommen von individuellen Variationen der Stockformen liegen nur spärliche Beobachtungen vor. So wie bei Monascidien eine Verschiedenheit der äusseren Gestalt des Thieres hält man bei Synascidien häufig Unterschiede in der Form der Stöcke für ausreichend, um darauf eine neue Species zu gründen. Sicher oft mit Unrecht, wie eine spätere sorgsame Durcharbeitung der Synascidiensystematik an lebendem Material lehren wird.

Einer kleinen Variabilität bei *Didemnum*-Stöcken habe ich oben bereits Erwähnung gethan (p. 192), als ich das gelegentliche Vorkommen von axialen Höhlungen besprach. Ich möchte hinzufügen, dass vielleicht auch die von mir als zweischichtig bezeichnete Stockform (oben p. 189) bei manchen *Didemnum* neben der einschichtigen vorkommen könnte als eine individuelle Variation, die durch günstigere Existenzbedingungen veranlasst ist, und nicht nur als Anzeichen eines höheren Alters der Colonie.

Ueber eine durch die Verschiedenheit des Wohnorts bedingte Variabilität bei *Perophora Listeri* Wieg. berichtet Giard (1872, p. 519). Bei beengter Entwicklung unter Steinen sitzen die Zooide dicht gedrängt dem kriechenden Stolo auf und können sogar miteinander verwachsen und systemähnliche Bildungen hervorrufen (vgl. oben p. 187). Bei vollständig freiem Wachsthum entwickeln sich oft traubenähnliche Cormen.

Interessant ist das Vorkommen von *Distaplia rosea* Della Valle als sessile und als keulenförmige oder gestielte Form. Caullery (1895, p. 8) fand in Wimereux (Boulonnais) ausschliesslich ungestielte sessile Stöcke, während Della Valle und Lahille im Mittelmeer beide Arten nebeneinander antrafen.

Auch *Morchellium argus* M. Edw. und *Parascidia Giardi* Caullery kommen entweder als gestielte oder flache polsterähnliche Stöcke vor, und nach Caullery (1895, p. 11) würde sich der Gegensatz in ungezwungener Weise aus der Verschiedenheit der Standörter erklären lassen. Wo die Stöcke unter Steinen oder in anderer Weise beengt vorkommen, bleiben sie flach, sitzen sie an der Unterseite überragender Felsen über tiefem Wasser, so dass ihr Wachsthum ungehemmt stattfinden kann, so

werden sie lang gestielt. In einer ähnlichen Weise hatte bereits Milne Edwards die Variabilität des *Morchellium* zu erklären versucht, während Giard diese Argumente nicht als zutreffend gelten lassen wollte. Nach Lahille (1890, p. 242) würden noch andere Ursachen die individuelle Variabilität der *Morchellium*-Colonien beeinflussen: Innerhalb der Gezeitenzonen werden die Stöcke während der Ebbe durch die niedersinkenden Seepflanzen zu Boden gedrückt, comprimirt und auf diese Weise im Wachsthum behindert. Durch diese täglich sich wiederholenden Einwirkungen werden die Stöcke von allem Anfang an in ihrer Entwicklung modificirt. Nur im tiefen Wasser, wo die Seegräser nicht bis zum Boden gelangen und wohin die Ebbe nicht reicht, entwickelt sich die gestielte Stockform.

Unabhängigkeit der Stockform von der systematischen Stellung. Schon bei der Beschreibung der verschiedenen Systeme und Stockformen (p. 179 u. f., p. 187 u. f.) ist mehrfach darauf hingewiesen worden, dass bei nahe verwandten sehr verschiedene, bei im System weit voneinander entfernten Synascidien ganz ähnliche Colonieformen auftreten können, so dass an dieser Stelle nur noch Weniges zu bemerken bleibt. Nur in wenigen grösseren Gruppen werden der Bau und die Form der Stöcke als durchgreifendes Eintheilungsprincip verwerthet (Botryllidae). So bequem auch dieses Verfahren im allgemeinen für die systematische Bestimmung sein mag, ist es andererseits vielleicht doch nicht ganz zweifellos, dass z. B. *Botryllus* und *Polycyclus* oder *Botrylloides* und *Sarcobotrylloides* wohl abgegrenzte und den thatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechende echte Gattungen sind. In anderen Gruppen ist man denn auch in neuester Zeit mehrfach davon abgegangen, die Eintheilung in Gattungen auf Grund der verschiedenen Stockformen vorzunehmen. Während Drasche (1883), der zuerst die Nothwendigkeit der Auflösung des Milne Edwards'schen Genus *Leptoclinum* erkannte, die Formen darnach sondert, ob sie krustenförmige (*Leptoclinum*) oder fleischige Cormen in Knollen und Polstern (*Didemnoides*) bilden, will Lahille (1890) dieses Eintheilungsprincip überhaupt nicht gelten lassen und definirt das letztere Genus, worin ihm Herdman allerdings nicht folgt, lediglich durch das Vorhandensein von drei Kiemenspaltenreihen und das Fehlen von Kalkspiculis im Cellulosemantel. Allerdings wird dadurch der Gattungsbegriff ein ganz anderer; darin aber, dass Formverschiedenheiten des Stockes zur Aufstellung einer neuen Gattung im allgemeinen nicht ausreichen, kann ich Lahille nur beistimmen. Wohin würde es auch führen, wenn dieses Verfahren consequent durchgeführt werden sollte. Namentlich die Gattungen, in welchen man bisher gestielte, keulenförmige und flachere Formen vereinigt, müssten zum Theil in mehrere aufgelöst werden (*Distoma, Distaplia, Amaroucium* etc.), und selbst manche Species mit variablen Stockformen könnten dann nicht mehr nur als Arten gelten, sondern müssten zu höheren Gruppen erhoben werden. Andererseits gibt es natürlich auch Gattungen, die sich durch eine recht

gleichförmige Beschaffenheit der Cormen auszeichnen. Die Art der Knospung und die Form der Einzelthiere sind zwar wichtige Momente, welche die Stockform bestimmen, gleichzeitig aber wirken so viele andere Factoren mit, dass in verschiedenen selbst eng begrenzten Gruppen eine grosse Variabilität der Form der Stöcke ermöglicht wird. So entwickeln sich bei verschiedenen Gattungen ganz unabhängig voneinander ähnliche und bei nahe verwandten Arten zum Theil sehr verschiedene Stockformen. Im grossen und ganzen wird man daher wohl zu der Annahme berechtigt sein, dass die Stockform der Synascidien von der systematischen Stellung, wenn auch nicht völlig, so doch in hohem Maasse unabhängig sei.

4. Die Grösse.

Bei der Untersuchung der Grösse sind die Monascidien und Cormascidien auseinander zu halten. Bei den letzteren fällt zuerst der Gesammtstock ins Auge, und die einzelnen Zooide können in der Regel erst nach Eröffnung des Cormus gemessen werden. Fast durchweg überragen die Monascidien die Zooide der Synascidien um ein sehr beträchtliches an Grösse und stimmen im allgemeinen viel mehr mit den Dimensionen der ganzen Stöcke als mit deren Einzelthieren überein.

A. Monascidien. Die Körpergrösse der Monascidien erweist sich als überaus variabel. Am verbreitetsten ist vielleicht eine Länge von 3—10 cm; sie kommt bei zahlreichen Species verschiedener Gattungen und Familien vor.

Die kleinsten Monascidien, die bisher bekannt geworden sind, messen im geschlechtsreifen Zustand nur wenige Millimeter. *Bathyoncus minutus* Herd. und *Styela pusilla* Herd., die von der Challenger-Expedition nur in je einem Exemplare in 3125 und 2050 Faden Tiefe gefischt worden waren, haben Axenlängen zwischen 4 und 6 mm. Da beide Thiere nur weibliche Geschlechtsproducte besassen, waren sie aber vielleicht noch nicht vollkommen erwachsen. Eine ähnliche Grösse von ca. 6 mm zeigt *Polycarpa pilella* Herd. Nur wenig grösser, 5—8 mm lang, werden *Heterocarpa glomerata* Alder, *Polycarpa minuta* Herd. und die Solitärform von *Styelopsis grossularia* V. Bened.

Viel häufiger findet man schon Formen zwischen 1 und 3 cm Länge, obwohl sie immerhin noch zu den kleinen Monascidien gezählt werden müssen. Besonders unter den Molguliden und Cynthideen sind kleine Thiere zahlreich vorhanden. Die Gattungen *Molgula, Cynthia, Styela, Bathyoncus, Polycarpa* sind reich an solchen Species geringer Körpergrösse.

Grossen über 10 cm in der Länge messenden Monascidien begegnet man in den meisten artenreicheren Gattungen *(Molgula, Boltenia, Culeolus, Microcosmus, Cynthia, Ascidia)*. Zu den grössten bisher bekannt gewordenen Exemplaren zählen einige von der Challenger-Expedition aufgefundene Formen. *Ascopera gigantea* Herd. wird 30 cm lang und 15 cm

breit, *Molgula gigantea* Cunningham erreicht eine Länge von 33 cm, eine Breite von 17,5 cm. In Folge der ausserordentlichen Streckung des Stieles erlangen einige *Boltenia* eine noch beträchtlichere Länge, ohne aber ein so bedeutendes Gesammtvolumen zu besitzen als die beiden ebengenannten Formen. *Boltenia elegans* Herd. wird über 40 cm lang, davon entfallen allerdings 36 cm auf den nur 2 mm dicken Stiel. Eine ungefähr gleiche Länge erreicht der in 2900 Faden Tiefe aufgefundene *Hypobythius calycodes* Moseley. Irrthümlicher Weise findet sich in populären zoologischen Schriften die Angabe verbreitet, dass der Challenger einen *Hypobythius* von der enormen Grösse von $1^3/_4$ m gedretscht hätte.

Individuelle Grössenverschiedenheiten kommen bei allen Monascidien vor und sind zuweilen sehr auffallend. Bei den meisten Formen verhalten sich die Extreme wie 2:3; aber auch um das Doppelte der Länge können die grossen Individuen die kleinsten übertreffen *(Cynthia momus* Sav., *Microcosmus claudicans* Sav., *Polycarpa tenera* Lacaze und Delage, *Styela mytiligera* Sav., *Styela variabilis* Hancock, *Phallusia mammillata* Cuv. und manche andere). Noch beträchtlichere individuelle Grössendifferenzen finden sich bei *Cynthia sigillata* Lacaze und Delage (1—3 cm lang) und bei *Styelopsis grossularia,* deren Socialform bis gegen 30 mm lang wird, während die Solitärform oft nur 5 mm misst.

So wie die äussere Körperform (vgl. oben p. 173) zeigt auch die Körpergrösse der Monascidien eine weitgehende Unabhängigkeit von der systematischen Stellung. Das ergiebt sich am deutlichsten bei der Betrachtung der artenreichen Gattungen, in welchen Formen von ausserordentlich verschiedenen Grössen vereinigt sind. Im Genus *Molgula* finden sich neben einer der grössten aller Monascidien *(M. gigantea)* sehr kleine Formen, die nicht einmal 2 cm Länge erreichen *(M. Forbesi* und *M. pyriformis* Herd.). Ebenso zeigen die Genera *Cynthia* und *Ascidia* sowohl sehr grosse *(Cynthia Roretzii* Drasche, *Ascidia Challengeri* Herd., *Asc. meridionalis* Herd.) als auch kleine, kaum 1,5 cm lange Formen *(Cynthia arenosa* Herd., *C. sigillata* Lacaze und Delage, *Ascidia despecta* Herd.). In manchen anderen Gattungen lässt sich wiederum eine mehr gleichartige Körpergrösse der verschiedenen Arten beobachten. Alle bisher bekannten *Bathyoncus* sind recht kleine Formen, die gestielten *Boltenia* und *Culeolus* sind dagegen fast sämmtlich ansehnlich lang.

B. Cormascidien. Bei den stockbildenden Ascidien müssen die Grösse der einzelnen Zooide und die der ganzen Colonie unterschieden werden.

a. Die Körpergrösse der Einzelthiere ist namentlich bei den Synascidien im engeren Sinne eine nur sehr geringe und beträgt wohl am häufigsten nur 2 oder 3 mm. Auch kleinere Zooide von 1 mm und sogar 0,5 mm Länge *(Leptoclinum Edwardsi* Herd.) kommen öfters vor. Grössere Zooide trifft man unter den Synascidien besonders bei den Formen, deren Körper mit Abdomen und Postabdomen versehen ist; aber auch hier bleibt das Gesammtvolumen ein recht kleines, und die Grössenzunahme

erscheint vornehmlich auf eine Längsstreckung des oft nadelförmig feinen Leibes beschränkt. Zooide zwischen 1 und 2 cm Länge gelten bei den Synascidien als gross. Sie finden sich in den Gattungen *Aplidiopsis (A. pyriformis* Herd.), *Aplidium (A. fumigatum* Herd., *A. caliculatum* Sav.), *Amaroucium (A. conicum* Olivi), *Tylobranchion, Pharyngodictyon, Atopogaster (A. informis* Herd.). Zooide über 2 cm Länge finden sich nur bei wenigen Arten, und zwischen 3 und 3,5 cm scheint für fast alle Synascidien*) die äusserste Grössengrenze zu liegen. Hierher gehören *Sigillina australis* Sav., *Synoicum turgens* Phipps, *Atopogaster gigantea* Herd., *At. aurantiaca* Herd.

Eine noch bedeutendere Grösse können dagegen die Zooide der sogen. Socialen Ascidien erlangen. Bei *Clavelina lepadiformis* O. F. M., *Clavelina (Stereoclavella) enormis* Herd., *Ecteinascidia turbinata* Herd. werden die Zooide 3 cm und noch etwas darüber lang; bei *Rhopalopsis fusca* Herd. erreichen sie 4,7 cm, bei *Diazona violacea* etwas über 5 cm, und bei *Clavelina (Podoclavella) borealis* Sav. sollen sie sogar 15 cm lang werden, eine Grösse, die selbst für Monascidien eine beträchtlichere genannt werden müsste.

In ganz ähnlicher Weise wie bei den Monascidien erweist sich auch bei den Cormascidien die Grösse der Zooide in hohem Maasse unabhängig von der systematischen Stellung. Im Genus *Atopogaster* finden sich neben Species mit sehr grossen Zooiden (vgl. oben) solche, deren Einzelthiere nur 3—4 mm messen *(At. elongata* Herd.). Ebenso trifft man bei *Aplidium*, *Amaroucium*, *Polyclinum* Arten mit den verschiedensten Zooidgrössen von 2 cm Länge bis herab zu kaum 2 mm *(Aplidium despectum* Herd. = 1,5 mm lang).

Die individuellen Grössenverschiedenheiten der Zooide der Cormascidien bewegen sich im allgemeinen innerhalb ähnlicher Grenzen wie bei den Monascidien. Doch lauten hierüber die Angaben der Autoren weniger zuverlässig und weniger eingehend. Wenn für einige Polystyelidae *(Synstycla incrustans* Herd., *Chorizocormus reticulatus* Herd.) angegeben wird (Herdman), dass die Grösse der Zooide zwischen 1 und 8 mm schwankt, so können sich die ersteren Maasse wohl nur auf noch nicht völlig entwickelte Einzelthiere beziehen.

b. Die Grösse des Cormus unterliegt sehr grossen Schwankungen. Da die Zahl der auf einander folgenden Knospengenerationen oder der aus den Stolonen nach und nach sich bildenden Knospen, rein theoretisch betrachtet, eine fast unbeschränkte sein kann, scheint auch dem Wachsthum des Stockes aus inneren Gründen kaum eine Grenze gesetzt zu sein. Die weit verbreitete Auffassung, dass eine durch viele Generationen hin-

*) Lahille (Recherches sur les Tuniciers, p. 245) berichtet, dass bei *Morchellium argus* M. Edw. das Postabdomen sich stoloartig bis zu einer Länge von 5 cm ausdehnen könne, wodurch eine Gesammtlänge von gegen 6 cm erreicht wird. Aehnliche gefässartige Verlängerungen des Hinterleibes kommen auch noch bei anderen Formen vor.

durch ausschliesslic qungeschlechtlich erfolgende Fortpflanzung zu allmählicher Degeneration der Form führen und füglich vollkommen erlöschen müsse, könnte, selbst wenn sie sich bei den Synascidien bewahrheiten sollte, lediglich das Fehlen von Stöcken so enorm grosser Dimensionen, wie sie in Wirklichkeit auch nicht annähernd vorkommen, erklären, nicht aber die Thatsache, dass bei verschiedenen Species die Stockgrössen in verschiedener Weise begrenzt erscheinen. Dass der Ascidienstock nicht ins Unbegrenzte wächst, scheint mir durch mehrere Ursachen bedingt zu werden. Einmal durch die meist nur sehr kurze Lebensdauer der Zooide. Denn diese sterben in der Regel bald nach vollendeter Geschlechtsreife ab und geben, indem sie sich zersetzen und vollständig zerfallen, den an ihre Stelle tretenden Knospen Raum. So bleiben also die Stöcke meist kleiner, als wenn alle im Laufe der Zeit producirten Zooide gleichzeitig nebeneinander vorkämen. Ein zweites das Wachsthum des Stockes beeinträchtigendes Moment bilden ungünstige Existenzbedingungen. Dies lässt sich nur in wenigen Fällen mit Sicherheit nachweisen, namentlich da, wo zu bestimmten Zeiten auftretende Kälteperioden oder periodischer Nahrungsmangel alle entwickelten Zooide des Stockes vernichten, so dass die jugendlichen Knospengenerationen später an den Stellen, die die alten Zooide einnahmen, sich entwickeln können, ohne dass die Grösse des Stockes sich merklich zu verändern braucht. (Vgl. darüber auch weiter unten den Abschnitt über die Vorgänge in überwinternden Stöcken.) Auch da, wo solche schädliche äussere Einflüsse nicht auftreten oder wo, wie in den grösseren Meerestiefen, stets mehr gleichartige Lebensbedingungen herrschen, wird die Ausdehnung des Ascidienstockes schon dadurch gehemmt werden müssen, dass in gleichem Maasse auch die Schwierigkeit, ausreichende Nahrung zu beschaffen, wächst. Doch wirken hier noch andere äussere Factoren mit, um die Stockgrösse zu bestimmen. Dass der Cormus der Ascidien niemals eine so bedeutende Grösse erreichen kann wie z. B. gewisse Korallenstöcke, ergiebt sich schon daraus, dass den ersteren das feste Skelet fehlt, welches die Lebenszeit der Weichtheile überdauert und an das die späteren Generationen sich ansetzen. Bei den Synascidien bleibt zwar auch der äussere gemeinsame Cellulosemantel meist zunächst bestehen, wenn die alten Zooide absterben, aber er ist doch stets so weich und nachgiebig, dass die neugebildeten Knospen sich in ihm verschieben und die Plätze der alten Thiere einnehmen können.

Unter normalen Existenzbedingungen, bei genügendem Raum zur Ausbreitung dürften wohl alle Ascidienstöcke mindestens in einer Richtung eine Länge von mehreren Centimetern erlangen können. Allerdings sind zahlreiche Species beschrieben worden, deren Colonien in der längsten Axe nur wenig über 1 cm, ja sogar noch weniger maassen, aber es dürfte sich in allen diesen Fällen um noch nicht vollkommen erwachsene Colonien handeln.

Synascidienstöcke, die zwischen 10 und 20 cm Länge erreichen,

gelten als gross. Hierher gehören die polster- oder krustenförmigen 4—20 mm dicken Colonien von *Cystodites durus* Drasche und *Leptoclinum Lacazei* Giard, die Lahille 15—20 cm gross fand, während sie sonst meist erheblich kleiner beobachtet wurden. Auch *Distoma rubrum* Sav., *Didemnum tortuosum* Drasche erreichen eine Länge von 15 cm. Voluminöser noch sind die kegelförmigen Stöcke von *Amaroucium conicum* Olivi, die bei einer Höhe von 20 cm an der Basis einen Durchmesser bis zu 15 cm besitzen können. Die Form gilt als die grösste Synascidie des Mittelmeeres. Die bedeutende Länge von 21 cm erreichen *Sigillina australis* Sav. und das polsterförmige *Aplidium effusum* Sav.; und *Didemnum cereum* Giard sah Lahille bandförmig bei 3 cm Breite bis zu einer Länge von 25 cm heranwachsen. *Atopogaster gigantea* Herd., die grösste, wenn auch nicht die längste Synascidie der Challenger-Expedition maass in den drei Richtungen 26 cm, 7,5 cm, 4 cm. *Goodsiria coccinea* Cunningham, die so wie die letztgenannte Art in der Magellanstrasse vorkommt, wird gegen 50 cm lang, und die bandförmige, im antarktischen Ocean lebende *Julinia* erreicht sogar, wenn Herdman's — (?) *ignotus* dieser Gattung zugehört, eine Länge von über 90 cm, ohne allerdings ein so grosses Volumen zu besitzen wie manche kürzere Colonien anderer Arten.

Auch die Stöcke der sog. Socialen Ascidien können gelegentlich sehr umfangreich werden, obwohl es gerade dann recht unsicher ist, ob sich nicht zahlreichere Larven ursprünglich an ihrer Bildung betheiligt haben. Die Colonien von *Clavelina* und *Diazona* bestehen zuweilen aus Hunderten von Zooiden und stellen dann mächtige Büsche von mehr als 15 cm Durchmesser dar.

5. Die Farbe.

Vollständig farblose und durchsichtige Ascidien kommen nicht vor, wenn auch zuweilen gewisse, besonders in verdunkelten Räumen aufgezogene Formen *(Ciona intestinalis)* nur eine sehr wenig ausgeprägte Färbung erkennen lassen. Es soll in diesem Abschnitte nur die bei äusserer Betrachtung auffallende Färbung der Thiere behandelt und von einer Besprechung der mannigfachen Farben der verschiedenen inneren Organe abgesehen werden. Diese äusseren Färbungen sind häufig sehr lebhaft und namentlich bei den Synascidien besonders bunt und prächtig (Vgl. Taf. IX und X). Sie haben fast immer ihren Sitz im äusseren Cellulosemantel oder im ektodermalen Hautepithel. Zuweilen ist aber auch die Farbe der inneren Organe für den äusseren Anblick von Wichtigkeit und zwar da, wo der Cellulosemantel eine besonders starke Durchsichtigkeit besitzt. So schimmern bei *Ciona* die gelben oder röthlichbraunen Eingeweide deutlich hindurch und verleihen dem ganzen Thier ein farbiges Aussehen. In manchen Fällen wird durch die Farbe des Körperinneren die des äusseren Mantels verändert. Bei *Ascidiella scabra* O. F. Müll. ist der Cellulosemantel zart blau gefärbt, die hindurchschei-

nenden gelblichen Eingeweide verleihen aber dem ganzen Thiere im Wasser ein grünliches Aussehen (Roule).

Verschiedene Ursachen der Färbung. a. In weitaus den meisten Fällen wird die Färbung durch besondere Pigmentkörner hervorgerufen, die in den Zellen der ektodermalen Leibeswand oder des Cellulosemantels aufgespeichert sind, manchmal so dicht und zahlreich, dass sie den Zellkern vollständig verdecken. Bei *Fragaroides aurantiacum* Maurice liegen die röthlichen, sphärischen Pigmentkörperchen im Ektodermepithel; ebenso an die Ektodermzellen gebunden ist die graugrüne Farbe von *Didemnum bicolor* Drasche, die stahlblaue von *Didemnum lobatum* Grube, die schwarzgrüne von *Diplosoma chamaeleon* Drasche und das schwarzbraune Pigment von *Diplosoma gelatinosum* M. Edw.

Weit häufiger sind es die Zellen des Cellulosemantels, welche die meist sphärischen Pigmentkörner führen. Pigmentirte Mantelzellen können gleichzeitig neben pigmentirten Ektodermzellen vorkommen *(Diplosoma chamaeleon:* neben schwarzgrünen Ektodermzellen lichtgelbe Mantelzellen; *Diplosoma Listeri Koehlerianum* Lahille). Da die Mantelzellen entwicklungsgeschichtlich Mesodermzellen sind, welche nach aussen zu durch das Ektodermepithel hindurch gewandert sind, finden sich gleichzeitig sehr häufig auch in den Geweben des mittleren Blattes, namentlich unter den Blutzellen, in einer ähnlichen Weise pigmentirte Elemente. Zuweilen unterscheiden sich allerdings beide Elemente durch ihre Färbung. So sind z. B. bei *Ascidia fumigata* die Blutzellen gelb, die Mantelpigmente schwärzlich. Wo der Cellulosemantel durchsichtig ist oder zahlreichere Blut führende Mantelgefässe besitzt, ist die Färbung der Blut- und Mesenchymzellen direct für die Gesammtfärbung des Thieres von Wichtigkeit *(Ascidia mentula* O. F. Müller mit rosarothen Blutkörperchen).

Die pigmentirten Zellen des Cellulosemantels zeigen alle möglichen Farbentöne; die nächstverwandten Species einer Gattung weisen oft die schroffsten Farbenunterschiede auf. Am seltensten tritt vielleicht die schwarze oder tief schwarzblaue Farbe auf *(Ascidia fumigata* Grube, *A. nigra* Sav.), viel häufiger findet sich ein helleres Blau, Grün oder Roth, und besonders die rothen Färbungen sind in manchen Gruppen der Monascidien (Cynthideae) ausserordentlich weit verbreitet. (Vgl. hier die beiden colorirten Tafeln IX und X.)

Zuweilen kommen im Cellulosemantel eines Thieres verschiedenartig gefärbte Zellen nebeneinander vor. Sind sie regellos durcheinander gemischt, so combiniren sie sich zu einer neuen Mischfarbe *(Distaplia rosea* Della Valle erdbeerfarben bei rosa und braunen Mantelzellen), sind sie getrennt angeordnet, so entstehen verschiedenfarbige Felder oder Zeichnungen. Ob die blattförmigen und polygonalen Linien mancher *Leptoclinum*-Stöcke (vgl. Fig. 11, Taf. X) durch besonders gefärbte Pigmentzellen bestimmt werden, ist nicht festgestellt; bei *Leptoclinum granulosum* Drasche möchte es fast so scheinen.

b. Zuweilen lassen sich in den gefärbten Mantelzellen keine Pigmentkörner nachweisen, sondern das ganze Zellinnere erscheint homogenfarben. Die Färbung müsste hier also auf einer optischen Eigenschaft der kleinsten Theilchen des ganzen Zellkörpers resp. auf einer vollständigen Lösung des Pigments beruhen. Die oben bereits erwähnten braunen Mantelzellen bei *Distaplia rosea* sind solche Elemente, in welchen sich selbst bei starken Vergrösserungen keine Pigmentkörner mehr erkennen lassen.

c. Nicht immer ist der Farbstoff an die Zellkörper selbst gebunden, sondern mehrfach liegt er ausserhalb der Zellen in der Intercellularsubstanz des Cellulosemantels. In der Regel lassen sich dann besondere Pigmentkörner nicht nachweisen, und die Zwischensubstanz erscheint ganz oder nur an gewissen Stellen gleichmässig homogen gefärbt. *Botryllus Schlosseri* Pallas ist zuweilen lebhaft carminroth, meist aber gelb oder mehr oder minder röthlich. Nach Giard (1873) würde hier die Farbe vornehmlich in den die Zooide umgebenden Theilen des gemeinsamen Cellulosemantels ihren Sitz haben und gleichmässig homogen und nicht an Pigmentkörner gebunden erscheinen. — Bei *Didemnum aurantiacum* Herd. ist die äussere 1 mm dicke Schicht des Cellulosemantels homogen orangegelb gefärbt, die tieferen Lagen sind dagegen hellgrau.

Bei manchen Synascidien kommen Pigmentkörner ausserhalb der Mantelzellen frei in der cellulosehaltigen Zwischensubstanz vor. (Giard, 1872, p. 509.)

d. Obwohl auch rein weisse Pigmente, die im durchfallenden Lichte ganz dunkel erscheinen, gelegentlich in den Zellen vorkommen (z. B. die weissen Linien bei *Clavelina*), scheint doch häufig die weisse Farbe der Synascidien auf dem massenhaften Vorkommen dicht gedrängter Kalkspicula im Cellulosemantel zu beruhen. Nur selten sind die Spicula gelb *(Leptoclinum rubicundum* Herd.). Eine gleichmässig milchweisse, über den ganzen Stock verbreitete Färbung scheinen die Kalkspicula bei *Leptoclinum candidum* Sav. hervorrufen zu können. Wo sie sonst neben pigmentirten Mantelzellen vorkommen, können sie bei gleichmässiger Vertheilung in der Regel nur den Farbenton, der durch die letzteren hervorgerufen wird, für den Beschauer mehr oder minder heller gestalten. Sind sie zu zahlreichen, aber kleinen Gruppen vereinigt, so erscheint die Grundfarbe des ganzen Stockes weiss punktirt (manche *Didemnum* und *Leptoclinum)*; bilden sie grössere Gruppen, so entstehen weisse Flecken. Das letztere tritt häufig zur Herbstzeit ein, wenn die Stöcke sich zur Ueberwinterung vorbereiten (vgl. *Didemnum cereum,* Fig. 1, Taf. X), und wird weiter unten in einem besonderen Abschnitt noch eine eingehendere Darstellung finden.

e. Zuweilen wird die Farbe durch in den Cellulosemantel eingelagerte Fremdkörper oder einzellige Parasiten bestimmt. Es sollen hier aber nicht die Fälle behandelt werden, in welchen Sand, kleine Steinchen, pflanzliche und thierische Organismen, wie es namentlich bei

Molguliden und Cynthideen besonders oft vorkommt, nur so äusserlich den Ascidienkörper bedecken, dass Reinigung mit einer Bürste genügt, um die natürliche bis dahin verdeckte Farbe zum Vorschein treten zu lassen. Nur auf das Auftreten von fremden Körpern im Inneren des Mantels der Ascidie und auf die dadurch bedingte Färbung sei hier hingewiesen. Giard (1872, p. 508) erwähnt, dass bei *Glossophorum sabulosum* Giard und in den Stielen der Colonien anderer Polyclinidae den amöboiden Mantelzellen sehr feine Fremdkörper anhaften, wodurch eine schwarzbraune Färbung der betreffenden Mantelpartien hervorgerufen werde. Noch auffallender sind die Erscheinungen beim Genus *Psammaplidium,* bei dem Sand, verschiedene Spongiennadeln, Bruchstücke fremder Skelettheile u. s. w. den Cellulosemantel erfüllen und dessen Färbung wesentlich bestimmen. (Vgl. den Durchschnitt durch ein Stück des Mantelgewebes von *Psammaplidium subviride* Herd. Fig. 2, Taf. XIV.)

Durch einzellige parasitäre Organismen bedingte Färbungen sind erst in wenigen Fällen mit Sicherheit festgestellt worden, denn es bestehen mehrfach darüber Zweifel, ob die betreffenden pigmentirten Zellen Parasiten oder eigenartig modificirte Mesenchymelemente sind. Mit Nachdruck hat besonders Maurice (1888) die gelben Zellen bei *Fragaroides aurantiacum* (vgl. Fig. 8, Taf. XII), die neben den röthlichen Pigmentzellen des Ektodermepithels die Farbe des Stockes erzeugen, für parasitäre Algen *(Protococcus)* erklärt. Bei *Perophora Listeri* und ganz jungen Stadien von *Ciona intestinalis* habe ich häufig namentlich in den Blutbahnen grüngelbe einzellige Algen in solchen Mengen angetroffen, dass die ganzen Thiere ein ihnen sonst fremdes grünliches Aussehen zeigten. Lahille (1890, p. 276) berichtet dagegen, dass die im tieferen Wasser lebenden *Perophora Listeri* durch eine die Blutzellen betreffende Veränderung (par une modification des globules du sang) eine gelbgrüne Färbung gewinnen.

f. Inwieweit bei den Ascidien Farbenerscheinungen nicht durch bestimmte, in gekörntem oder gelöstem Zustande vorhandene Pigmente, sondern durch gewisse physikalische Eigenschaften hervorgerufen werden, ist bisher so gut wie gar nicht untersucht worden, wenn man von dem Doppellichtbrechungsvermögen der cellulosehaltigen Mantelsubstanz und deren Verhalten im polarisirten Lichte absieht. Die opalisirenden Mantelfarben mancher *Ascidia, Clavelina, Ciona, Phallusia* und das Irisiren der inneren Fläche des Cellulosemantels dürften einer näheren Prüfung werth sein.

Individuelle Variabilität der Färbung. Die individuellen Farbenvariationen der Ascidien sind ausserordentlich weit verbreitet und zum Theil sehr bemerkenswerth. Da, wo sie gleichzeitig mit auffallenderen Variationen der Körperform auftreten (mehrere Cynthideae), würde man geneigt sein, eine Species in mehrere Arten oder sogar Gattungen aufzulösen, wenn sich nicht Zwischenformen und die Identität des inneren Baues nachweisen liessen. *Cynthia morus* Forb. (Fig. 1 und 2, Taf. IX)

ist roth, gelb oder grau, *Cynthia sigillata* Lac.-Del. roth, gelb oder violett, *Stolonica aggregata* Forb. und Hanl. gelb oder roth, *Ascidia fumigata* aschgrau oder tief schwarz, und durch alle möglichen Zwischenfarben sind jene Extreme verbunden. Auch die beiden von Lahille als scharf getrennte Varietäten unterschiedene Formen *Diplosoma Listeri Kochlerianum* und *Dipl. Listeri gelatinosum* sind nach Caullery durch eine lückenlose Reihe Uebergangsformen miteinander verbunden und stellen demnach nur individuelle Verschiedenheiten in der Färbung dar.

In vielen Fällen erscheint eine Art in mehreren Farbenzeichnungen, ohne dass sie alle sich durch Zwischenformen continuirlich verbunden erweisen, und man hat daraufhin mehrere Varietäten unterschieden. Namentlich die Botrylliden zeigen einen ganz auffallenden Farbenreichthum und eine sehr ausgeprägte Neigung zu individuellen Farbenvariationen. So hat Giard beim *Botryllus Schlosseri* und *B. smaragdus* je fünf, beim *B. violaceus* nicht weniger als sechs Varietäten lediglich auf Grund der verschiedenen Färbung unterschieden. Einige derselben zeigen Fig. 2—5 auf Taf. X. Es ist ohne weiteres einleuchtend, dass auch das Fehlen von Zwischenstadien zwischen verschieden gefärbten Formen nicht dazu berechtigen kann, diese als bereits phylogenetisch scharf geschiedene Varietäten oder gar Arten zu betrachten, denn es liegt häufig im Wesen des Pigmentes, dass bei den kleinsten seinen Chemismus betreffenden Unterschieden eine sprungweise Veränderung des farbigen Aussehens auftreten muss.

Darnach möchte ich glauben, dass ein guter Theil der beschriebenen Varietäten unter den Begriff der individuellen Variationen der Färbung fällt. Die Zahl der Beispiele liesse sich beliebig vermehren, nur auf einige recht bemerkenswerthe Fälle sei noch hingewiesen. *Glossophorum luteum* Giard ist entweder fast ganz weiss oder ambrafarben, *Morchellium argus* M. Edw. rosa oder dunkler roth, *Leptoclinum coriaceum* Drasche einfarbig, hell gelblichbraun oder dunkelbraun mit lichteren, ins Violette spielenden Flecken, *Didemnoides resinaceum* Drasche gelb, bräunlichgelb oder rothgelb, *Diplosoma spongiforme* Giard lila, grau, veilchenfarben oder schwärzlich. — Die sociale Form von *Styelopsis grossularia* ist stets blutroth gefärbt, die solitäre schmutzigweiss, rosa bis orangefarben (Fig. 5 und 6, Taf. IX). *Polycarpa tuberosa* M. Gillivr. ist rosa oder fahl erdgelb (Lacaze und Delage).

Bei so weitgehenden äusseren Farbendifferenzen des Gesammtkörpers kann es nur als selbstverständlich erscheinen, dass auch individuelle Variabilitäten in den feineren Farbenzeichnungen der Siphonenregionen vorkommen, obwohl die Beschaffenheit dieser letzteren — Lacaze hat sie als „Livrée“ bezeichnet — im allgemeinen eine sehr hohe systematische Bedeutung besitzt. So variiren die farbigen Säume und Flecke an den Siphonen bei *Polycarpa comata* Alder (Lacaze und Delage) und *Eugyra arenosa* Ald. und Hanc. (Lacaze) in recht auffallender Weise. Bei *Ciona intestinalis* sind die sog. Augenflecke an den beiden Siphonen mehr oder

minder deutlich entwickelt, und bei einigen in allerdings recht dunklen Kelleraquarien aufgezogenen Exemplaren konnte ich sie überhaupt nicht nachweisen. Im Hinblick auf solche individuelle Variationen wird man daher Lacaze-Duthiers und Delage vollkommen zustimmen müssen, dass es nicht angeht, Arten lediglich daraufhin zu gründen, dass einmal ein rother Saum an den Siphonen vorhanden ist, ein andermal aber nicht. (Vgl. auch weiter unten den Farbenwechsel des Mundsiphos bei *Circinalium concrescens.)*

Ueber die Ursachen, welche die verschiedenen Pigmentfärbungen bei den verschiedenen Individuen einer Art bedingen, liegen nur sehr spärliche, überdies noch unsicher lautende Angaben vor. Namentlich auf einen Zusammenhang der Farbenvariation mit dem Wohnort des betreffenden Thieres wird mehrfach hingewiesen. So sollen nach Roule (1884) die hellen Thiere von *Ascidia mentula* besonders auf Kiesboden, die dunklen auf Seepflanzen festsitzen. Von *Cynthia morus* leben nach Lacaze und Delage die rothen und grösseren Formen in tieferem Wasser als die gelben, und im Challenger-Material fanden sich, was vielleicht nur ein Zufall sein mochte, die kleineren milchweissen Individuen von *Rhabdocynthia papietensis* Herd. in tieferem Wasser als die grösseren gelbbraunen. Wie oben bereits erwähnt wurde (p. 202), fing Lahille die grünlichgelben Individuen von *Perophora Listeri* nur in tieferem Wasser. Im allgemeinen wird man aber im Gegentheil in den tieferen und dunkleren Wasserschichten eine Abnahme des grünlichen Pigmentes constatiren können.

Farbenwechsel. Veränderungen in der Färbung kommen bei Ascidien nicht selten vor und beruhen auf verschiedenen Ursachen. Häufig tritt ziemlich regelmässig bei zunehmendem Alter eine Verfärbung auf; meist sind die jugendlichen Thiere heller gefärbt und viel weniger intensiv pigmentirt als die alten. So sind z. B. die jungen Thiere von *Molgula gigantea* glatt, hell schieferfarben oder bläulichgrau, die alten rauh, beträchtlich dunkler, schmutzig blaubraun. Interessant ist die Erscheinung, dass bei den älteren Thieren von *Circinalium concrescens* Giard um die Mundöffnung herum ein Kranz weisser Pigmentzellen sich bildet. Caullery (1895) erklärt die Ansammlung von Pigmentzellen, ich weiss freilich nicht ob mit Recht, lediglich durch Störungen der Blutcirculation und berichtet, dass die gleiche Eigenthümlichkeit der Färbung auch dann aufträte, wenn die Thiere, wie es bei grosser Ebbe vorkommt, eine Zeit lang trocken lägen.

Recht mannigfaltig sind die Erscheinungen des Farbenwechsels, die durch gewisse Veränderungen in den äusseren Existenzbedingungen hervorgerufen werden. Die scharlachrothe Farbe des *Leptoclinum coccineum* Drasche (= *Lept. Lacazei* Giard?) verwandelt sich bei den in Aquarien gehaltenen Thieren schon nach wenigen Stunden in ein fahleres Gelb, und der grüngelbe *Botrylloides cyanescens* Giard verfärbt sich blau, wenn er in der Gefangenschaft gehalten wird. Nach

Caullery soll bei *Botrylloides* der Farbenwechsel dadurch entstehen, dass die stahlgrauen Pigmentkörner der Blasenzellen, die im ganzen Körper vertheilt sind, plötzlich blau werden. Diese Verfärbung dürfte auf die bei Ascidien weit verbreitete Eigenthümlichkeit des Blutes zurückzuführen sein, durch Kohlensäure sehr rasch selbst aus einer ganz farblosen und hellen Flüssigkeit in ein tiefes Dunkelblau übergeführt zu werden. Wie weiter unten in dem das Blut behandelnden Kapitel auseinander gesetzt werden wird, ruht das Chromogen des Blutes in den Zellen und nicht im Plasma, und die Blutzellen bläuen sich bei Einwirkung von Kohlensäure. Dass im lebenden Thiere die Blaufärbung gewöhnlich nicht eintritt, wird wohl dadurch bedingt, dass beim Athmungsprocess die Kohlensäure immer wieder sofort abgegeben wird. Es lässt sich wohl verstehen, dass bei den ungünstigeren Bedingungen in den Aquarien leicht Störungen im Stoffwechsel des Organismus vorkommen können, die Verfärbungen herbeiführen. Die Angabe von Harless, dass das Blut von *Botryllus (violaceus?)* nach dem Tode tief blau werde, so dass die Mantelgefässe wie mit Indigo injicirt erscheinen, verträgt sich damit sehr wohl. Und wenn Giard berichtet, dass das Blut von *Botryllus violaceus* schwarzblau sei, während es andere Beobachter hellfarben fanden, möchte es sich vielleicht ebenfalls um eine durch Kohlensäure hervorgerufene Verfärbung handeln.

Sehr auffallend gestalten sich zuweilen die Herbstfärbungen in den zur Ueberwinterung sich vorbereitenden Stöcken. Giard betrachtet diese Verfärbungen direct durch die Einwirkung der Kälte hervorgerufen. Am häufigsten *(Didemnum, Leptoclinum)* treten grössere oder kleinere weisse, durch die Kalkspicula bedingte Flecke auf, die der Colonie ein eigenthümliches Aussehen geben (vgl. *Didemnum cereum,* Fig. 1, Taf. X). Manchmal werden die Stöcke ganz weiss und farblos *(Leptoclinum maculatum* M. Edw.); zuweilen wird aber auch der Farbenton ein dunklerer. Das gelbliche *Didemnum sargassicola* Giard, das durchsichtige, weiss punktirte *Diplosoma crystallinum* Giard werden im Herbste dunkelblau, das helllila- oder malvenfarbene *Diplosoma spongiforme* Giard wird dunkelgrau (Giard). Sehr eigenthümlich zeigt sich nach Caullery die Herbstfärbung bei einer *Parascidia,* die er als *P. Giardi* bezeichnet, die aber, wenn sich seine Ansichten bestätigten, *P. punctum* genannt werden müsste. Hier treten nämlich jederseits an der Egestionsöffnung zwei röthliche, an die sog. Ocellen von *Morchellium argus* erinnernde Pigmentflecke auf, und Caullery ist der Ansicht, dass diese Herbstform bereits von Giard (1873) unter dem Namen *Amaroucium punctum* beschrieben worden sei.

Im Gegensatze zu diesem nur zu bestimmten Jahresperioden auftretenden Farbenwechsel finden andere durch äussere Ursachen bedingte Verfärbungen nicht periodisch statt. Hierher gehören die durch die Einwirkung des Lichtes hervorgerufenen Veränderungen in der Färbung, auf die zuerst Giard (1872, p. 550) hingewiesen hat. Starke Belichtung

wirkt auf *Botryllus* schädigend ein; die betroffenen Zooide erzeugen ein gelblichweisses Pigment, das nicht in bestimmten Linien sich anordnet, sondern die ganze Oberfläche bedeckt, gleichsam um die Thiere zu beschatten. Die belichteten Zooide unterscheiden sich daher in ihrer Färbung recht merklich von den normalen. (vgl. Fig. 5, Taf. X.)

An dieser Stelle muss auch an die oben (p. 202) bereits beschriebenen durch Parasiten bedingten Färbungen erinnert werden. In den meisten Fällen werden allerdings die Parasiten schon in ganz jugendlichen Stadien die Ascidie befallen, namentlich da, wo sie als fast beständige Genossen nachgewiesen sind *(Fragaroides)*, so dass von einem Farbenwechsel nicht eigentlich die Rede sein kann. Immerhin aber liegt die Möglichkeit vor, dass auch noch ältere Thiere durch Invasion einzelliger Algen in ihrer Färbung beeinflusst werden *(Perophora?)*.

Chemismus der Pigmente. Die Systematiker haben die chemische Beschaffenheit der die allgemeine Körperfärbung bestimmenden Pigmente nur insofern berücksichtigt, als sie über deren Verhalten in den gebräuchlichsten Conservirungsflüssigkeiten einige Mittheilungen machen. Darnach ist die scharlachrothe Farbe, die bei *Leptoclinum coccineum* schon bei den in Aquarien lebenden Thieren schwindet, überall ausserordentlich wenig resistent, und *Lept. coccineum* und *Lacazei* werden im Alkohol ganz hell. Auch das Weinroth von *Didemnoides macroophorum* geht im Alkohol verloren und wird zu einem opaken Weiss (Drasche). Ebenso ist das oben (p. 201) erwähnte braune Pigment der homogen gefärbten Zellen von *Distaplia rosea* in Alkohol löslich, während die kleinen festen Granula der rosa Zellen ungelöst bleiben (Caullery). Unlöslich in Alkohol und Essigsäure sind auch die schwarzbraunen Pigmente im Ektoderm von *Diplosoma gelatinosum*.

In anderen Fällen erfolgt im Alkohol ein oft auffallender Farbenwechsel. So wird das Scharlachroth der *Goodsiria coccinea* Cunn. blaugrau, der *Good. borealis* Gottschaldt dunkelblau ins Rothe schimmernd. Bei *Botrylloides cyanescens* Giard verwandeln sich so wie in der Gefangenschaft auch bei den in Alkohol conservirten Thieren die grünen Pigmentzellen zu den Seiten des Endostyls und zwischen den Kiemenspaltenreihen in Blau.

Ueber den rothen Farbstoff der Cynthien und Didemniden berichtet eingehender Krukenberg (1880, p. 104). Der Farbstoff ist ein wenig lichtempfindlich, löst sich in Aether, Alkohol und Natronlauge mit mehr oder weniger gelbrother Farbe und wird durch kalte Schwefelsäure langsam entfärbt. Seine alkoholische Lösung zeigt keinen Farbenwechsel beim Einleiten von Kohlensäure, Sauerstoff und Kohlenoxydgas und besitzt im Spectrum kein Absorptionsband. Bei einigen Formen *(Cynthia microcosmus* Cuv.) kommt, wie schon die Orangefärbung vermuthen lässt, der rhodophanartige Farbstoff mit einem gelben, vielleicht an Fettstoffe gebundenen Lipochrom vergesellschaftet vor. Der alkoholische Auszug ist hier orangeroth, und seine Verdampfungsrückstände sind, in Schwefel-

kohlenstoff gelöst, purpurroth (Krukenberg). Auch die verschiedenen Farbstoffe zahlreicher Synascidien kommen mit gelben, rothen oder gelbgrünen Lipochromen vermischt vor. Die letzteren verhalten sich überall sehr übereinstimmend, die ersteren sind dagegen noch recht ungenügend bekannt und stellen der Untersuchung erheblichere Schwierigkeiten besonders deshalb entgegen, weil sie sich nicht unzersetzt in Lösungen bringen oder, da sie einer Verseifung nicht widerstehen, von den Lipochromen nicht hinreichend reinigen lassen (Krukenberg).

Das violette, im ganzen Stock vertheilte Pigment von *Botryllus violaceus* verwandelt sich in alkalischen Flüssigkeiten und Süsswasser, die auch Lösungsmittel für alle Lipochrome sind, in einen gelbbraunen Farbstoff. Wird die Ascidie mit Kalilauge betupft, so entstehen gelbbraune Flecke, die durch Essigsäure wieder violett werden. Es scheint also, dass der violette Farbstoff nur in festem Zustand bestehen könne und an eine saure Beschaffenheit der Gewebe gebunden sei. Der Verdampfungsrückstand der gelbbraunen alkoholischen Pigmentlösung löst sich weiterhin noch in Schwefelkohlenstoff mit oranger Farbe (Krukenberg).

Ueber die Herkunft und Bildungsweise der Pigmente scheint nichts Sicheres ermittelt zu sein. Nach Giard (1873) sollen die in der Intercellularsubstanz des Cellulosemantels liegenden Farbstoffe bei *Botryllus Schlosseri* Pall. den Pflanzen (Algen, besonders Florideen) entnommen sein, welchen die Botryllen aufsitzen, und es scheint, dass Giard sich den Uebertritt als einen einfachen endosmotischen Vorgang vorstellte. Auch Krukenberg (1882, p. 49) dachte anfänglich daran, dass der gelbe Farbstoff, allerdings der Blutzellen, von *Ascidia fumigata* einer Spongie, *Aplysina aerophoba,* entstamme, auf der jene Ascidie sehr häufig festgeheftet ist, hat aber später seine Ansicht nicht bestätigt gefunden, da er nachweisen konnte, dass das gelbe Blutpigment jener Ascidie nicht echtes „Aplysinofulvin“ sei.

Wie die vornehmlich die allgemeine Körperfarbe bestimmenden Pigmente des Ektoderms oder des Cellulosemantels aus solchen Farbstoffen des Blutes, von denen sie sich im Aussehen auffallend unterscheiden, gebildet werden, ist im einzelnen nicht aufgeklärt. Erörtert wurde besonders die Herkunft des schwarzen Mantelpigmentes der *Ascidia fumigata* aus dem gelben Farbstoff der Blutzellen, und es scheint in der That eine derartige Beziehung hier zu bestehen und auf der Fähigkeit des gelben Blutes zu beruhen, durch Kohlensäure oder andere Agentien und nach dem Tode des Thieres eine tiefschwarze Farbe anzunehmen. Ob es aber genau die gleichen melanotischen Processe sind, die, wie die zuletzt angeführten nach dem Tode, auch im lebendigen Organismus das schwarze Mantelpigment erzeugen, ist zweifelhaft. Fast möchte es scheinen, dass sie es nicht sind, denn der schwarze Farbstoff im Mantel wird durch Kochen mit Salzsäure nicht in einer ähnlichen Weise aufgehellt wie das Blut, wenn es durch Alkalien, Siedehitze oder auch spontan schwarz geworden ist. Vielleicht stellt das schwarze Mantelpigment nur ein

resistenter gewordenes Umwandlungsproduct des melanotisch verfärbten gelben Blutfarbstoffes dar (Krukenberg 1882, p. 50).

6. Die chemische Beschaffenheit.

Die auffallendste Eigenthümlichkeit im chemischen Verhalten der Ascidien ist das Vorhandensein von Cellulose. Als C. Schmidt im Jahre 1845 zum ersten Male diese stickstofffreie Substanz, die man bisher ausschliesslich im Pflanzenreich angetroffen hatte, in thierischen Geweben bei Ascidien nachwies, erschien diese Entdeckung so wenig mit den herrschenden theoretischen Auffassungen im Einklang, dass sofort von mehreren Seiten Nachuntersuchungen vorgenommen wurden (Loewig und Kölliker, 1846) und die Pariser Academie eine eigene Commission einsetzte, um den Sachverhalt prüfen zu lassen (Payen, 1846). Alle diese und die späteren Untersuchungen haben Schmidt's Angaben im wesentlichen bestätigt, und so galten die Tunicaten als die einzigen thierischen Organismen, welche Cellulose produciren. In neuerer Zeit hat H. Ambronn (Cellulose-Reaction bei Arthropoden und Mollusken. Mitth. Zoolog. Station Neapel. Bd. 9, 1890) in verschiedenen Geweben zahlreicher Mollusken und Arthropoden Cellulose zwar nicht isolirt, aber ihr Vorhandensein durch qualitative Reactionen nachweisen oder doch wenigstens im höchsten Maasse wahrscheinlich machen können. Bei den chemisch weitaus am besten untersuchten grösseren Monascidien findet sich diese stickstofffreie Substanz fast ausschliesslich im äusseren Mantel. Nur gewisse Bindegewebsfasern der Cynthien bestehen auch aus Cellulose, während bei den Salpen diese Substanz in der sog. Tunica interna weiter verbreitet sein soll. Es wird daher das Vorkommen von Cellulose erst im folgenden Kapitel besprochen werden. An dieser Stelle möchte ich nur das vorbringen, was sich auf die chemische Beschaffenheit des gesammten Ascidienleibes bezieht. Es liegen hierüber, soviel mir bekannt geworden ist, nur wenige zuverlässigere Angaben vor.

Schäfer (1871) hat ausser *Phallusia mammillata* auch *Pyrosoma* und Salpen untersucht; es lässt sich aber aus seinen Mittheilungen nicht genau entnehmen, ob die nachfolgenden Zahlen sich nur auf eine dieser Formen beziehen oder allgemein gültige Mittelwerthe darstellen. Der Gehalt an stickstofffreier Substanz betrug 23,73 % der bei 100° C. getrockneten Thiere. Ueber die chemische Zusammensetzung der lebenden Thiere betrachtet Schäfer selbst seine Angaben als nicht vollständig genau, da ihm nur conservirtes Material zur Verfügung stand. Immerhin aber dürften sich die Grössen in der nachfolgenden Tabelle nur unwesentlich ändern:

Wasser	= 94,8373 %	} 100 %.
Cellulose	= 1,2200 %	
Stickstoffhaltige Substanzen	= 3,2200 %	
Asche	= 0,7171 %	

Tafelerklärung.

Für die Abbildungen aller nachfolgenden Tafeln gelten die gleichen Buchstabenbezeichnungen:

A Vorn.	*H* Hinten.	*R* Rechts.
D Dorsal.	*L* Links.	*V* Ventral.

a Aeussere Wand des Peribranchialraums.
af After.
b Innere Wand des Peribranchialraums.
bb Blutbahnen.
bg Bindegewebszellen.
bz Blutzellen.
c Cellulosemantel.
ch Chorda.
cl Cloake.
d Darmumspinnende Drüse.
df Dorsalfalte des Kiemendarms.
e Egestionsöffnung.
e_1 Die Oeffnungen der beiden primären Peribranchialeinstülpungen.
eb Elaeoblast.
ec Ektodermale Leibeswand.
el Eileiter.
en Entoderm.
ep Endostylfortsatz oder Epicardium.
es Endostyl.
f Follikel des Eies und Embryos.
fb Flimmerbogen.
fg Flimmergrube, sog. Hypophysis.
fk Flimmerkamm, medianer Flimmerstreifen auf der hinteren Kiemendarmwand.
fl Längsflimmerbänder an den Seiten des Endostyls.
fr Flimmerreifen des Kiemendarms, quer verlaufend.
g Ganglion.
gl Gallerte, die primäre Leibeshöhle erfüllend, resp. innerer Cellulosemantel.
h Hoden.
hf Follikuläre Wand der Hodenlappen.
hp Haftpapillen.
hz Herz.
i Ingestionsöffnung.
it Intestinum.
kd Kiemendarm.
ks Kiemenspalten.
l Primäre Leibeshöhle.
lb Lobi um die Ingestions- und Egestionsöffnungen.
lf Längsfalten des Kiemendarms.
lm Längsmuskel.
m Magen.
mb Muskelbänder.
md Mitteldarm.
me Muskel (Sphincter) der Egestionsöffnung.
mg Mantelgefässe.
mi Muskel (Sphincter) der Ingestionsöffnung.
ms Mesenchymzellen.
mt Mantelzellen, ausgewanderte Mesenchymzellen.
mz Muskelzellen.
n Dorsaler Nervenstrang.
nr Primäres Nervenrohr des Embryos resp. der Knospe.
o Ovarium resp. Eizelle.
oc Auge.
oe Oesophagus.
ot Otolith.
p Peribranchialraum, resp. die beiden primären Peribranchialeinstülpungen.
pc Pericardium.
pl Placenta.
pz Pigmentzellen und Pigment.
qb Quer zwischen den Kiemenspaltenreihen verlaufende Blutbahnen.
r Rectum.
rm Ringmuskel.
sb Sinnesblase.
sd Subneuraldrüse, sog. Hypophysisdrüse.
sl Samenleiter.
sm Schwanzmuskel.
st Stolo prolifer.
t Tentakel der Ingestionsöffnung.
tr Trabekel im Peribranchialraum.
tz Testazellen.
zr Rückenzapfen des Kiemendarms.
zs Seitenzapfen des Kiemendarms.

Bezeichnungen, die in der Erklärung einzelner Figuren besonders angeführt sind, gelten nur für diese.

Die Abbildungen, bei welchen kein Autorname angegeben ist, sind Originale.

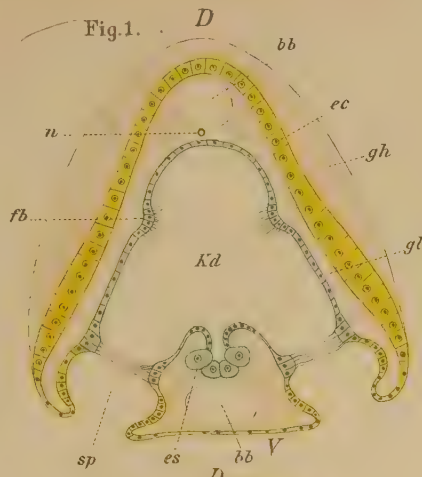
Erklärung von Tafel VII.

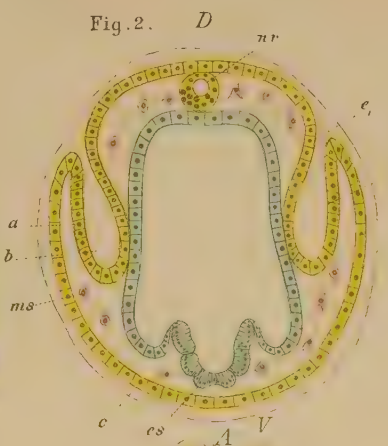
Ascidien.

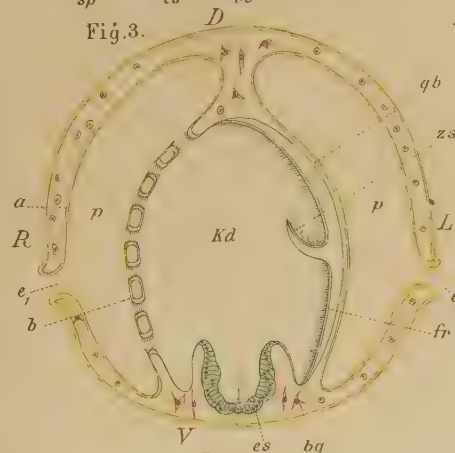
Fig.

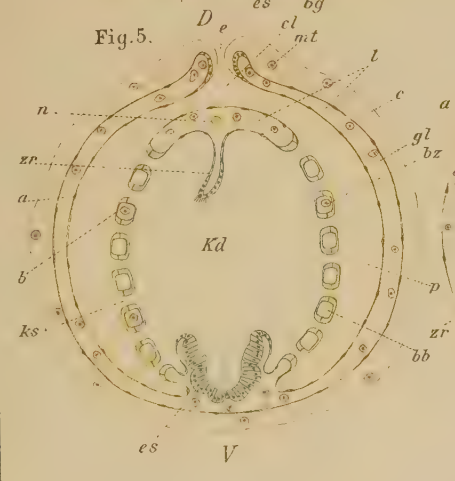
1. Schematischer Durchschnitt durch den Rumpfabschnitt einer Appendicularie.
   gh = Gehäuseanlage.
   sp = Spiracularhöhle, homolog dem Peribranchialraum der Ascidien.
2. Schematischer Durchschnitt durch einen Ascidienembryo beim Beginn der Peribranchialraumbildung.
3. Schematischer Durchschnitt durch den Rumpfabschnitt einer mit drei Kiemenspaltenreihen versehenen *Didemnum*-Larve. Z. Th. nach der Darstellung Lahille's.
4. Frontaler Längsschnitt durch eine junge, eben festgesetzte *Ciona intestinalis*, die jederseits erst zwei breite Kiemenspalten entwickelt hat. $\frac{2}{1}\frac{3}{1}\frac{0}{1}$.
5. Schematischer Querschnitt durch eine junge *Clavelina* nach Ausbildung der Egestionsöffnung.
6. Halbschematischer Querschnitt durch den Thorax einer jungen *Clavelina* hinter der Egestionsöffnung. Auf der linken Seite der Abbildung ist der Schnitt durch eine Kiemenspaltenreihe, rechts zwischen zwei Reihen geführt.

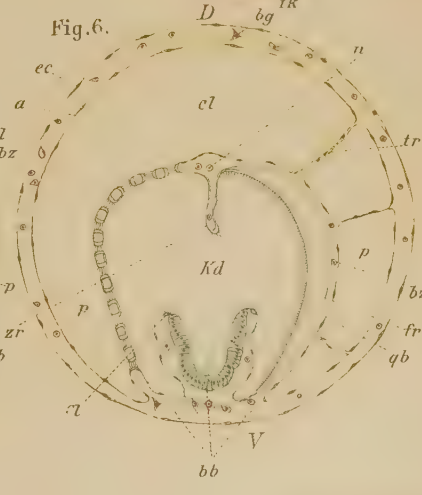
   In allen Abbildungen bedeuten:
   gelb, das Ektoderm und seine Derivate;
   blau, das Entoderm;
   roth, das Mesoderm.











Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Erklärung von Tafel VIII.

Ascidien.

Fig.

1. Querschnitt durch den Thorax einer geschlechtsreifen *Clavelina*. Der rechte Peribranchialraum ist mit Embryonen erfüllt. Circ. $\frac{2}{1}\frac{5}{5}$.
   em = Embryonen im Peribranchialraum.
2. Querschnitt durch das Abdomen einer geschlechtsreifen *Clavelina* in der Höhe des Magens. Circ. $\frac{3}{1}\frac{8}{5}$.
3. Querschnitt durch das Abdomen einer geschlechtsreifen *Clavelina* hinter dem Magen. Circ. $\frac{3}{1}\frac{8}{5}$.
4. Halbschematischer frontaler Längsschnitt durch eine *Perophora*. Auf der linken Seite der Zeichnung (rechte Seite des Thieres) hat der Schnitt vier hintereinander liegende Spalten der vier Kiemenspaltenreihen getroffen; rechts ist der Schnitt in jeder Reihe zwischen zwei Kiemenspalten geführt gedacht.
5. Halbschematischer Querschnitt durch einen geschlechtsreifen *Botryllus*. Embryonen auf verschiedenen Stadien der Entwicklung liegen z. Th. noch in der primären Leibeshöhle, z. Th. bereits in den Peribranchialräumen.
   em = Embryonen innerhalb des Follikels.
6. Querschnitt durch eine junge Knospe von *Botryllus polycyclus* Sav. $\frac{1}{1}\frac{4}{5}\frac{4}{5}$.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig.

Erklärung von Tafel IX.

Ascidien.

Fig.

1. *Cynthia morus* Forbes. Gelbe Varietät. $\frac{4}{4}$.
2. *Cynthia morus*. Junges Thier der rothen Varietät. $\frac{4}{4}$.
3. *Forbesella tessellata* Forbes auf Fucus. Sehr schwach vergrössert.
4. *Stolonica aggregata* Forb. u. Hanl. auf einer Gorgonide. $\frac{4}{4}$.
5. *Styelopsis grossularia* P. V. Bened. Aggregirte Form. $\frac{4}{4}$.
6. *Styelopsis grossularia*. Solitäre Form, auf einem Steine sitzend. $\frac{5}{4}$.
7. *Heterocarpa glomerata* Lac. u. Del. $\frac{3}{4}$.

Alle Abbildungen nach Lacaze-Duthiers und Delage.

Fig. 1.

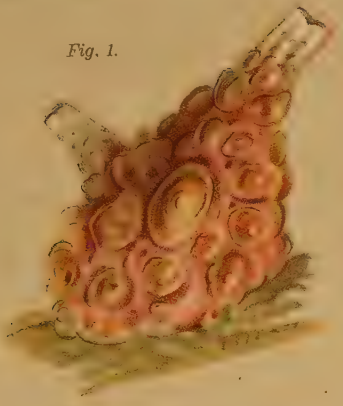


Fig. 2.

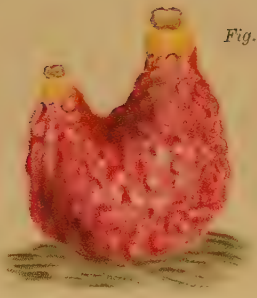


Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

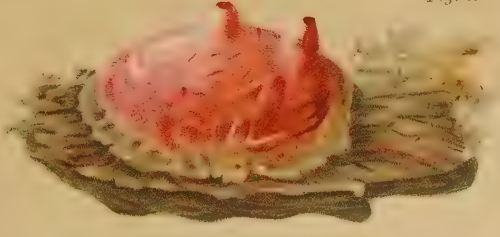


Fig. 7.

Erklärung von Tafel X.

Ascidien.

Fig.

1. Zwei Colonien von *Didemnum cereum* Giard; die obere zur Ueberwinterung vorbereitet, mit weissen, durch Spiculahaufen hervorgerufenen Flecken. $\frac{1}{1}$.
2. *Botryllus violaceus* var. *cyaneus*. circ. $\frac{1}{1}^{0}$.
3. *Botryllus violaceus* var. *violaceus*. circ. $\frac{1}{1}^{0}$.
4. *Botryllus violaceus* var. *nigricans*. circ. $\frac{1}{1}^{0}$.
5. *Botryllus violaceus*. Zwei Zooide verfärbt durch den Einfluss des Lichtes, die übrigen normal. circ. $\frac{1}{1}^{0}$.
6. *Amaroucium densum* Giard, durch Kälte beeinflusst. Ganz schwach vergrössert.

Fig. 1—6 nach Giard.

7. *Botrylloides luteum* Drasche.
8. *Polycyclus Renieri* Lamarck.
9. *Amaroucium torquatum* Drasche.
10. *Distaplia lubrica* Drasche.
11. *Leptoclinum exaratum* Grube.
12. *Leptoclinum fulgens* M. Edwards.
13. *Diplosoma chamaeleon* Drasche.
14. *Didemnum lobatum* Grube.
15. *Aplidium asperum* Drasche.
16. *Didemnoides macroophorum* Drasche. Auf Steinalgen sitzend.

Fig. 7—16 nach Drasche. Natürliche Grösse.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

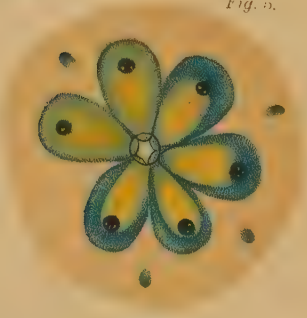


Fig. 7.

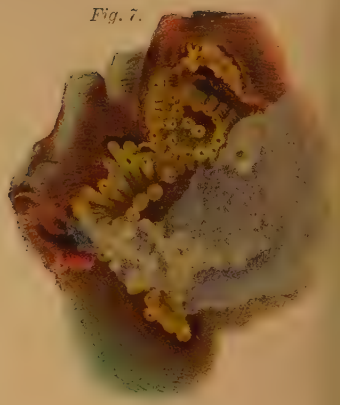


Fig. 12.

Fig. 6.

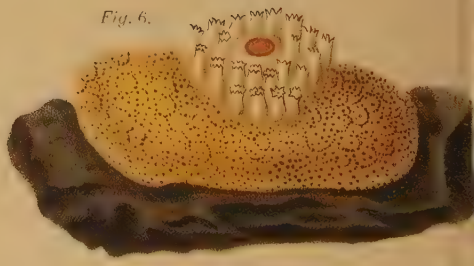
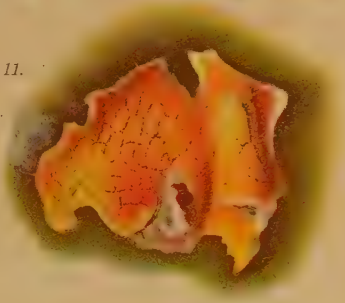


Fig. 8.

Fig. 9.

. 10.

Fig. 11.



13.

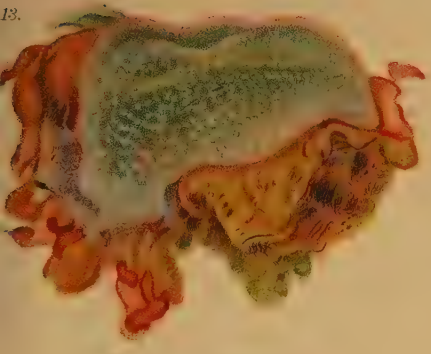


Fig. 14.

. 15.

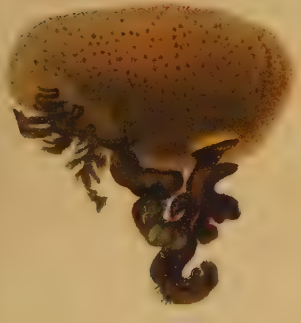


Fig. 16.

Erklärung von Tafel XI.

Ascidien.

Fig.

1. Optischer Durchschnitt durch ein System von *Botryllus violaceus* M. Eds. Nur ein Zooid ist vollständig abgebildet. circ. $\frac{35}{1}$.
   em = Embryonen im Peribranchialraum; *k* = Gemeinsame Cloake des Systems.
2. Oozooit mit einer älteren Knospe (*kn*), die ebenfalls bereits eine zweite Knospe (*kn,*) bildet; von der Dorsalseite gesehen. Das flache scheibenförmige Thier sitzt mit der Ventralseite einer *Ciona* auf. *Botryllus* spec.? $\frac{75}{1}$.
3. Längsschnitt durch die Egestionsöffnung von *Botryllus* (*violaceus*?). $\frac{195}{1}$.
   a = äussere, *b* = innere Ringmuskelfasern; *k* = Krause der Egestionsöffnung.
4. Stück aus dem Rand der gemeinsamen Cloake eines Systems von *Botryllus violaceus*; Egestionsöffnungen und Analzungen von zwei Zooiden. $\frac{120}{1}$.
   l = Längsfaltungen des Cellulosemantels. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 3.
5. Schnitt durch ein Mantelgefäss mit benachbarten Mantelzellen. *Botryllus violaceus*. $\frac{270}{1}$.
6. Schnitt durch ein dickwandigeres Gefäss aus derselben Serie. $\frac{270}{1}$.
7. Mantelgefässwand in Flächenansicht. $\frac{1000}{1}$.

Fig. 1.

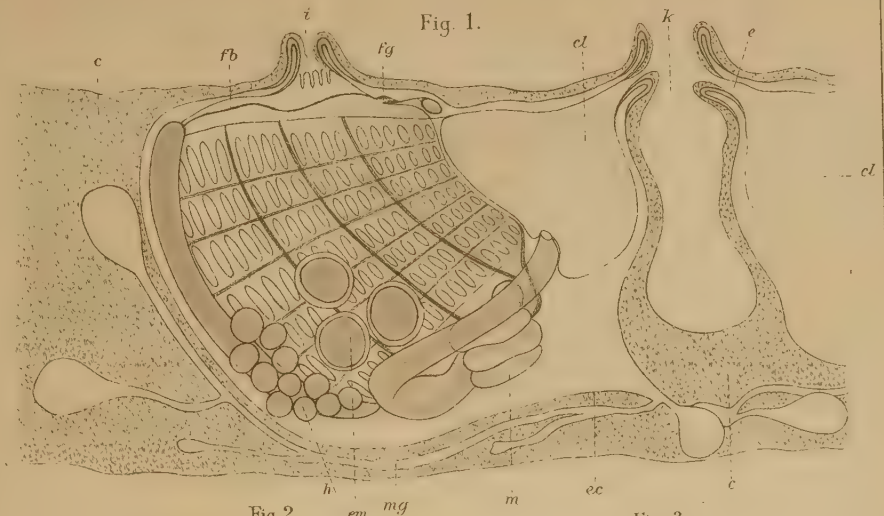


Fig. 2.

Fig. 3.

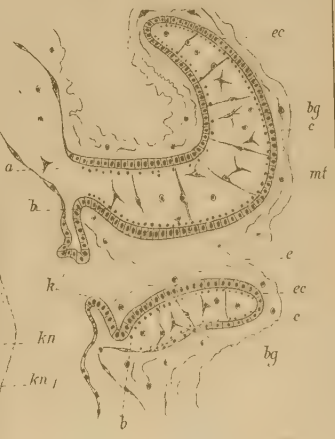


Fig. 4.

Fig. 5

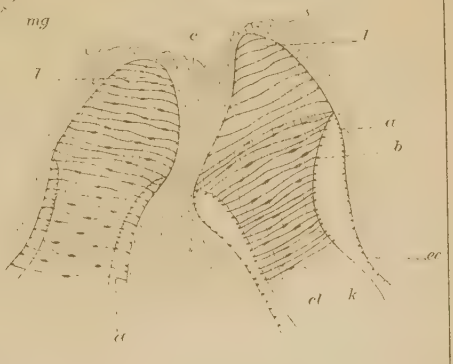


Fig. 7.

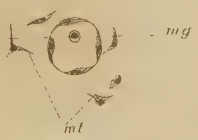


Fig. 6.

Genauer scheinen die Untersuchungen Krukenberg's zu sein (vgl. Phys. Stud. I., II. Abth. p. 96, 1880), die sich auf *Botryllus (violaceus?)* beziehen und mit lebenden Thieren begonnen wurden. Das Mittel aus 4 Beobachtungsreihen lässt sich durch folgende Zahlen darstellen:

100 Theile der lebenden Ascidie enthalten:

Wasser = 93,61
Feste Stoffe = 6,39 { Organische Materie = 3,135
Anorganische Materie = 3,255.

100 Theile des Trockenrückstandes enthalten:

Organische Substanzen = 49,037
Anorganische Substanzen = 50,963.

Als bemerkenswerthes Ergebniss zeigt sich, dass im Mittel, sowie auch stets in den vier Einzelfällen, der Wassergehalt von *Botryllus* über 90 % betrug, während von den Trockenrückständen durchschnittlich mehr als die Hälfte aus anorganischen Substanzen gebildet wurde. So wie bei *Rhizostoma* und bei Actinien verwandelt sich bei anhaltendem Glühen der Trockenrückstand von *Botryllus* in eine eisenhaltige Schmelze.

Die festen organischen und anorganischen Substanzen im Ascidienkörper sind vorwiegend nur insoweit untersucht worden, als sie sich im äusseren Mantel abgelagert finden, und sollen daher erst weiter unten besprochen werden. Ohne eine genauere quantitative Analyse zu geben, erwähnt A. Hilger folgende Mineralbestandtheile, die zwar hauptsächlich im Cellulosemantel von *Phallusia* und *Ascidia* ruhen, aber auch dem inneren Weichkörper nicht ganz fehlen dürften. Es fanden sich Chlornatrium in Spuren, Kieselsäure in kleinen Mengen, schwefelsaurer Kalk, phosphorsaurer Kalk und Spuren von Eisen. Die Carbonate der alkalischen Erden fehlten vollständig. Hilger hat seine Ergebnisse durch directe Untersuchung der Thiere in wässeriger und verdünnt-salzsaurer Lösung gewonnen, nicht durch Analyse der Asche, was er besonders hervorhebt, weil der Schwefelgehalt vieler Albuminate stets beim Verbrennen Schwefelsäure liefern muss und die Tunicaten neben Cellulose im Mantel auch chondrigene Substanz führen.

Ueber das Vorkommen chondrigener Substanz bei Ascidien hat zuerst Schäfer (1871) berichtet, ohne jedoch festzustellen, ob diese Materie lediglich auf den Cellulosemantel beschränkt ist. Die wässerige Lösung, in der die Thiere gekocht worden waren, zeigte nach Concentrirung durch Eindampfen schwache Opalescenz, konnte aber nicht bis zum Gelatiniren gebracht werden. Durch ein complicirtes Verfahren gelang es jedoch, Chondrin bei Pyrosomen direct nachzuweisen, obwohl die Menge so gering war, dass sie quantitativ nicht bestimmt werden konnte.

Mac Munn (1889) hat auf spectroskopischem Wege den Chemismus der im ganzen Körper vertheilten Pigmentstoffe einer Anzahl einfacher und zusammengesetzter Ascidien festzustellen versucht. Er operirte vorwiegend mit alkoholischen Pigmentlösungen, gelangte aber bei Tunicaten zu keinen wesentlich neuen Ergebnissen.

II. Der äussere Cellulosemantel.

Der Cellulosemantel bildet die äusserste Leibesschicht aller Ascidien. Sowohl in der älteren als neueren und neuesten Literatur finden wir für dieses Organ überaus zahlreiche synonyme Bezeichnungen. Milne Edwards, der in der gesammten Leibeswandung der Ascidien drei Schichten unterschieden hatte (vgl. oben p. 167), nannte den Cellulosemantel entsprechend seiner oberflächlichen Lage Tunica externa, eine Bezeichnung, die auch Huxley, Hancock und andere anwendeten. Spätere Autoren (Lacaze-Duthiers, Kupffer, Roule) gebrauchten dann dafür einfach den abgekürzten Ausdruck Tunica; da sie Milne Edwards' zweite Tunicaschicht mit anderen Namen (Mantel, Leibeswandung, Haut) belegten, war eine Verwechselung mit dieser ausgeschlossen. Sehr verbreitet hat sich die alte Savigny'sche Benennung des Cellulosemantels als Testa, die namentlich von englischen und auch deutschen Autoren vielfach gebraucht wird (Herdman, Drasche). Diese Bezeichnung schien besonders so lange berechtigt zu sein, als man eine nahe verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Ascidien und Lamellibranchiaten annahm und die Schalen der letzteren mit dem Cellulosemantel der ersteren homologisirte. Doch wird der Name Testa auch von solchen Forschern festgehalten, die, wie die zuletzt genannten, eine derartige Homologie durchaus nicht anerkennen, während andererseits wieder Autoren, die auch gegenwärtig noch für jene Homologisirung eintreten, den Cellulosemantel nicht Testa, sondern Tunica nennen (Lacaze-Duthiers).

Andere Benennungen Savigny's, wie z. B. enveloppe extérieure oder sac cartilagineux extérieur haben allgemeinere Verbreitung nicht finden können, obwohl sie nicht unzutreffend sind. Dagegen muss die mehrfach angewendete Bezeichnung des Cellulosemantels als Cuticula als durchaus verfehlt zurückgewiesen werden, da der Mantel ein wohl entwickeltes zellenhaltiges Gewebe von bestimmtem histologischem Bau und keine Cuticula ist.

Die namentlich von deutschen Forschern (Hertwig, Semper*) gebrauchte Benennung Cellulosemantel, Ascidienmantel ist auch in diesem Werke verwerthet, und häufig ist auch einfach nur Mantel gesetzt. Es bedarf hier wohl keiner besonderen Ausführung, dass dabei an eine Homologisirung mit dem Mantel der Mollusken nicht im entferntesten gedacht ist. Wie oben schon (p. 167) erwähnt wurde, erscheint die Bezeichnung Mantel nach dem Vorgange Savigny's auch gegenwärtig noch von zahlreichen Forschern (Lacaze-Duthiers, Herdman, Drasche) in einem ganz anderen Sinne angewendet, als es hier geschieht. Es werden nämlich unter diesem Namen die zwischen dem ektodermalen Hautepithel und der äusseren Peribranchial- resp. Cloakalwand sich aus-

*) Semper hat zwar die Bezeichnung Cellulosemantel angewendet, aber doch die Ansicht vertreten, dass das Organ am passendsten „geschichtete Cellulose-Epidermis" zu benennen sei. Er ging dabei von Vorstellungen über die Entstehung des Mantels aus, die nunmehr als irrthümlich erkannt worden sind.

breitenden mesodermalen Gewebe (Muskulatur, Bindegewebe, Blutbahnen) zusammengefasst. Ein Missverständniss wird dadurch hier nicht entstehen können, da der Ausdruck Mantel im Sinne Savigny's von mir nicht verwendet wird. Ich halte es überhaupt für überflüssig, einen besonderen zusammenfassenden Namen für jene verschiedenen Gewebe einzuführen, und erachte die Bezeichnung Mantel für ganz besonders unzweckmässig, weil sie auf falsche Vorstellungen über Homologien mit Mollusken zurückzuführen ist.

1. Allgemeine und äussere Beschaffenheit des Cellulosemantels.

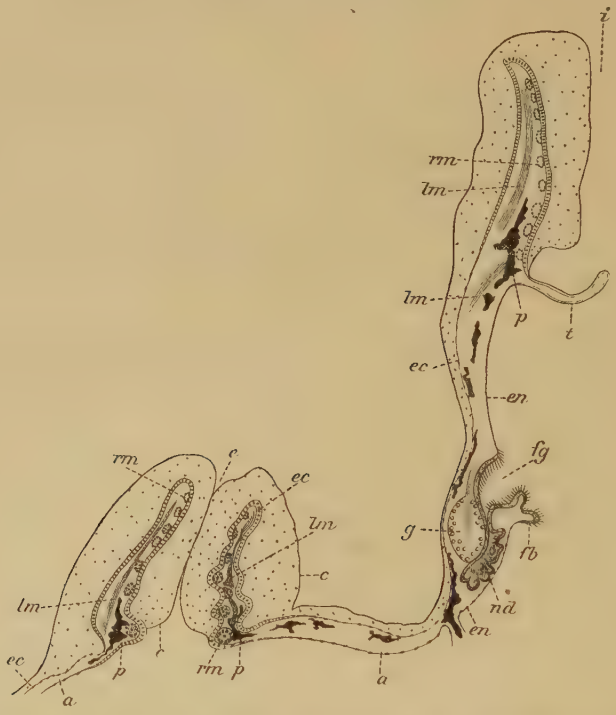
Der Cellulosemantel umgiebt den vom ektodermalen Hautepithel umgrenzten Ascidienkörper als schützende Hülle und erscheint, namentlich in conservirten Thieren, sehr häufig als eine allseitig scharf abgetrennte Schicht. Es ist oben (p. 167) bereits ausgeführt worden, wie diese Eigenthümlichkeit zur Bezeichnung der Ascidien als Dichitonida Veranlassung gegeben hat.

Verhalten des Mantels an den beiden Körperöffnungen. Nur an den beiden Körperöffnungen ist stets der Mantel mit den inneren Leibesschichten fest und innig verwachsen. Die älteren Autoren stellten sich vor, dass hier der Mantel (die sog. Tunica externa) sich nach innen umschlagen und direct in die sog. Tunica interna oder muscularis beziehungsweise in den Kiemensack übergehen sollte. Das wahre Verhalten der Mantelränder an der Mund- und Egestionsöffnung ist erst durch O. und R. Hertwig (1872) klar erkannt worden. Wie jeder Längsschnitt durch die betreffenden Körperregionen deutlich lehrt (vgl. die nebenstehende Textfigur 32), setzt sich der Cellulosemantel in keine andere Leibesschicht direct fort, sondern er besteht überall als eine wohl abgegrenzte besondere Lage über dem einschichtigen Ektodermepithel. Nur dieses letztere geht hinter der Mundhöhle in das Entoderm des Kiemendarmes, an der Egestionsöffnung in das Epithel der Cloakenhöhle und der Peribranchialräume über. Der Cellulosemantel schlägt sich an beiden Körperöffnungen zwar ebenfalls nach innen ein, um die Mundhöhle und die Egestionsöffnung innen auszukleiden, endigt aber mit trichterförmigen Rändern an den Mundtentakeln beziehungsweise in der Tiefe des Egestionscanals. Der an beiden Körperöffnungen eingestülpte Theil des Cellulosemantels (tunique réfléchie Lacaze-Duthiers') ist mit dem Ektodermepithel in der Regel fester verwachsen als der an der Aussenseite des Thieres gelegene. (Vgl. hier auch Fig. 3, Taf. XI.)

Gegen diese Darstellung ist in neuerer Zeit von Maurice (1888) Widerspruch erhoben worden, und auch Lacaze-Duthiers und Delage (1892, p. 25 fg.) sind geneigt, dessen Anschauung zu theilen. Der Gegensatz gründet sich darauf, dass an der Aussenseite des Cellulosemantels bei *Fragaroides aurantiacum* ein äusseres Ektodermepithel vorhanden sein soll, das zwar bei älteren Thieren an vielen Stellen obliteriren könne, gerade aber über dem in die Mund- und Egestionsöffnung sich

einschlagenden Mantelgewebe deutlich erhalten bleibe. Dort setze es sich nach innen zu in die Epithelauskleidung der Mundhöhle resp. in das Tentakelepithel und in das Epithel der Cloakenhöhle fort, und es bestände daher durchaus nicht die von O. und R. Hertwig betonte scharfe

Fig. 32.



Medianer Längsschnitt durch die vordere Körperregion von *Clavelina lepadiformis*. Aus mehreren Schnitten combinirt. Circa $^{45}/_{1}$. Etwas schematisirt.
a = äussere Wand der Cloakenhöhle; *c* = Cellulosemantel; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermepithel; *en* = Entoderm; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *i* = Ingestionsöffnung; *lm* = Längsmuskeln; *nd* = Neuraldrüse; *p* = weisse Pigmentzellen; *rm* = Ringmuskeln; *t* = Tentakel.

Trennung des äusseren Cellulosemantels von der sog. Tunica interna. Ein solches continuirliches äusseres Mantelepithel besteht aber in Wirklichkeit nicht, und es kann sich hierbei entweder nur um oberflächlich gelagerte Mantelzellen handeln (vgl. unten p. 227) oder um eine nachträgliche Wucherung des Epithels der Mund- oder Cloakenhöhle über den innersten Rand des eingestülpten Cellulosemantels hinweg.

Das letztere findet in der That bei *Cynthia* statt. Lacaze-Duthiers und Delage haben bei *Cynthia morus* Forb. am hinteren Ende des in die Mundhöhle eingestülpten Cellulosemantels einen continuirlichen Zellbelag feststellen können und diesen, so wie es Maurice bei *Fragaroides* gethan hatte, auf ein ursprüngliches äusseres Ektodermepithel zurück-

zuführen versucht. Aus diesen Zellen sollten, wie sie anzunehmen geneigt waren, die Stacheln der Mundhöhle hervorgehen. Ich habe diese Zellschicht bei *Cynthia papillosa* ebenfalls gesehen (ec_2 Textfigur 33), mich aber davon überzeugen können, dass sie sich dadurch bildet, dass das Ektodermepithel der Mundhöhle (ec_1), da wo es sich in die vordere Epithelwand der Tentakel umschlägt, eine Falte entwickelt und über den hier

Fig. 33.

Längsschnitt durch die Tentakelregion von *Cynthia papillosa*. $^{50}/_{1}$.
A die Ursprungsstelle der Ektodermfalte aus demselben Schnitt bei stärkerer Vergrösserung $^{145}/_{1}$.
bb = Blutbahnen z. Th. mit Blutzellen; *c* = innerstes Ende des die Mundhöhle auskleidenden Cellulosemantels, dessen Structur nicht eingezeichnet ist; *ec* = ektodermale Leibeswand; ec_1 = Ektodermepithel der Mundhöhle und der Tentakelbekleidung; ec_2 = Ektodermfalte, das Hinterende des eingestülpten Cellulosemantels bedeckend; *gt* = Gallerte (Intercellularsubstanz) die primäre Leibeshöhle erfüllend; *lm* = Längsmuskeln; *mz* = Mesenchymzellen; *n* = Nervenstamm; *rm* = Ringmuskelzüge; *t* = Tentakelwurzel.

sehr dicken hinteren Rand des eingestülpten Cellulosemantels hinweg wächst. In mehreren Schnitten ist an der Wurzel der Falte dieser Ursprung klar zu erkennen (Textfigur 33 *A* ec_2), während der weiter vorwachsende vordere Theil des Zellbelags weniger regelmässig gestaltet ist.

Jene trichterförmigen Einstülpungen des Cellulosemantels in die beiden Körperöffnungen sind von hoher Bedeutung für die Bewegung der beiden Siphonen. Die Längsmuskeln und besonders die zahlreichen Ringmuskeln der Siphonen können bei Contraction nur den Verschluss der Oeffnungen bei gleichzeitiger Einziehung der äusseren Ränder herbeiführen. Der Verschluss

geschieht, indem infolge der Muskelthätigkeit die Ränder des eingestülpten Cellulosemantels aneinander gepresst werden. Bei Nachlass der Contraction wird natürlich auch die Muskulatur selbst zur früheren vollen Länge sich zu strecken bestrebt sein, aber wesentlich wird doch die Oeffnung durch die Elasticität des comprimirten Mantelgewebes unterstützt, die den Sphincteren entgegenwirkt. Die Befestigung des Randes des eingestülpten Cellulosemantels an den Mundtentakeln hat noch die weitere Bedeutung, dass diese durch die Bewegungen des ganzen Siphos direct betroffen werden. Beim Verschluss des Mundes werden sie durch den sich weiter einwärts vorschiebenden Mantelrand in die Kiemendarmhöhle hineingedrängt, bei sich erweiternder Oeffnung nach aussen zu hervorgezogen. Eigene Muskeln in den Tentakeln erhöhen zuweilen deren Beweglichkeit.

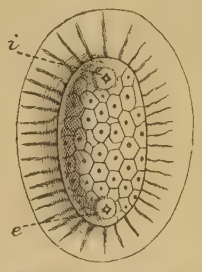
Beschaffenheit der Manteloberfläche. Die Oberfläche des Cellulosemantels erscheint auf jugendlichen Entwicklungsstadien dem blossen Auge oder bei ganz schwachen Vergrösserungen in der Regel glatt. Nur an der Festheftungsstelle erheben sich meistens einige Mantelfortsätze, die an Umfang und Zahl später gewöhnlich noch beträchtlich zunehmen. Bei völlig entwickelten Thieren ist dagegen der Mantel nur seltener ganz glatt (z. B. einige *Ciona*). Fast immer finden sich dagegen mehr oder minder tiefe Furchen, buckel- und warzenförmige Erhebungen, Quer- oder Längsrunzelungen, tentakelartige oder lappenförmige Mantelfortsätze und dergl.

Gewöhnlich sind diese Unebenheiten ganz regellos über die Oberfläche vertheilt, zuweilen aber ziehen die Furchen in ganz bestimmten Richtungen, sodass regelmässige Zeichnungen entstehen. Es ist bereits oben (p. 189) erwähnt worden, dass bei einigen Synascidien aderähnlich verzweigte Furchen eine blattähnliche Zeichnung des Cormus hervorrufen (*Leptoclinum coccineum* und *L. granulosum* Drasche), bei anderen wieder regelmässig verlaufende gerade Furchen die Oberfläche in polygonale Felder zerlegen (*Leptoclinum exaratum* Grub.). Auch bei Monascidien werden solche Täfelungen der sonst gleichartigen Mantelsubstanz durch in bestimmten Richtungen verlaufende Linien und Rinnen hervorgerufen. Sehr stark ausgeprägt ist das bei *Forbesella tessellata* Forb. der Fall, bei der ziemlich regelmässige hexagonale Felder auftreten; jedes von diesen zeigt in der Mitte einen farbigen Fleck (Textfigur 34).

Häufig ist eine bestimmte Beschaffenheit der Manteloberfläche für eine Art constant und charakteristisch (z. B. die blattähnliche oder polygonale Zeichnung für die betreffenden *Leptoclinum*, die buckelförmigen Erhebungen und tiefen Rinnen für *Phallusia mammillata*). Sehr oft aber ist das Verhalten der Manteloberfläche so variabel, dass die individuellen Variationen beträchtlicher erscheinen, als in vielen anderen Fällen die Species- oder Gattungsunterschiede. So fehlen zuweilen bei *Cynthia morus* Forb. die Höcker und Buckel, die in der Regel ziemlich scharf umgrenzt sich über die Oberfläche erheben (vgl. Fig. 1 und 2, Taf. IX). Ebenso kann *Polycarpa varians* Hell., die in der Regel mit grossen

Tuberkeln besetzt ist und nach Heller stets sehr mächtige Runzeln besitzen sollte, zuweilen fast ganz glatt sein. Auch bei *Cynthia sigillata* Lac. und Del. und *Styela variabilis* Hanc. kommen ziemlich auffallende Verschiedenheiten in der Beschaffenheit der Manteloberfläche vor (Lacaze-Duthiers und Delage). Am merkwürdigsten ist aber vielleicht in dieser Beziehung *Forbesella tessellata*, deren eben beschriebene Eigenthümlichkeit des Mantels die Speciesbezeichnung *tessellata* veranlasst hat. Lacaze und Delage beschreiben ein Individuum, das keine Spur der Täfelung erkennen liess und eine ganz glatte Oberfläche besass. Da überdies auch die äussere Färbung verschieden war, konnte nur an der vollkommenen Uebereinstimmung des inneren Baues die Identität der Art festgestellt werden. (Vgl. Fig. 3, Taf. IX mit Textfigur 34.)

Fig. 34.



Forbesella tessellata Forb. von der Dorsalseite aus gesehen. (Nach Lacaze-Duthiers.) $^3/_2$.
e = Egestionsöffnung;
i = Mund.

Soweit es sich aus den Angaben der Autoren entnehmen lässt, scheint in allen diesen Fällen die Substanz des Mantels an allen Stellen die wesentlich gleiche zu sein. Häufig aber finden sich oberflächliche, schon mit freiem Auge wahrnehmbare Differenzirungen der Mantelsubstanz, die der Ascidie ein höchst eigenartiges Aussehen verleihen können.

Von besonderem Interesse sind die Fälle, in welchen mehr oder minder grosse und regelmässige hornartige*) Platten an der Manteloberfläche auftreten. Bei Cynthien sind häufig zahlreiche meist nur kleine Höcker vorhanden, die mit sehr verschieden gestalteten stachelartigen Fortsätzen besetzt sein können. Auf den feineren Bau der letzteren wird weiter unten (p. 239) noch zurückgekommen werden müssen.

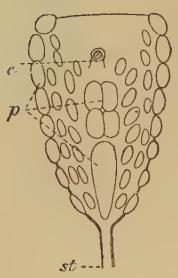
Grössere und regelmässig angeordnete linsen- oder schildförmige Verdickungen, die mit convex gekrümmter Fläche sich über die Cellulosesubstanz des Mantels erheben, hat Moseley bei *Hypobythius* beschrieben. Der Mantel ist hier im Kelch ziemlich dünn, hyalin und ausserordentlich durchsichtig. Die verdickten Stellen sind knorpelartig, viel härter, dichter und stärker lichtbrechend; gewisse Körperchen, die von Moseley nicht genügend gekennzeichnet wurden, um in ihrer Bedeutung verstanden werden zu können, finden sich im Mantel zerstreut in grosser Anzahl, in den verdickten Platten dagegen spärlicher. Die Platten sind besonders auf der Dorsalseite des Kelches (Textfigur 35) zahlreich und erscheinen in regelmässiger Gruppirung.

Noch auffallender und eigenthümlicher ist die Ausbildung horniger Platten beim Genus *Chelyosoma*. Bei *Chelyosoma productum* Stimps.

*) Die chemische Beschaffenheit dieser Platten ist mit Sicherheit nicht festgestellt. Schacht, Loewig und Kölliker haben einige Angaben darüber veröffentlicht, aus denen hervorzugehen scheint, dass die Substanz bei *Cynthia* zwar stickstoffhaltig, aber kein Keratin sei. Andere bezeichnen sie hier als Chitin (vgl. unten p. 230 und 260).

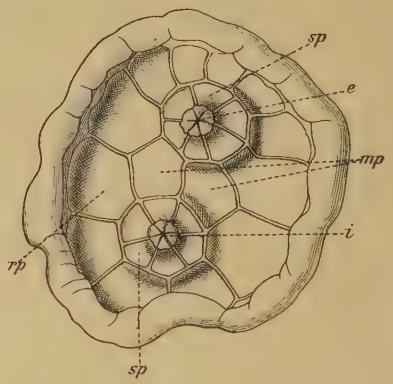
finden sich die Platten nur in einem beschränkteren Umkreis um die beiden Siphonen herum, während die übrige freie, nicht festgeheftete Oberfläche von der dicken, knorpeligen und von zahlreichen Gefässen durchsetzten Cellulosesubstanz des Mantels gebildet wird. Bei *Ch. Macleayanum* Brod. und Sow. wird fast die ganze freie Oberfläche des Thieres von den Hornplatten bedeckt (vgl. die Abbildungen 1 und 2 auf Tafel XXXIV), und nach N. Wagner soll auch die ganze festgeheftete

Fig. 35.



Kelch von *Hypobythius calycodes* Mos. von der Dorsalseite gesehen. (Nach Moseley.) Circa $^1/_7$.
e = Egestionsöffnung; *p* = Platten des Cellulosemantels; *st* = Stiel.

Fig. 36.



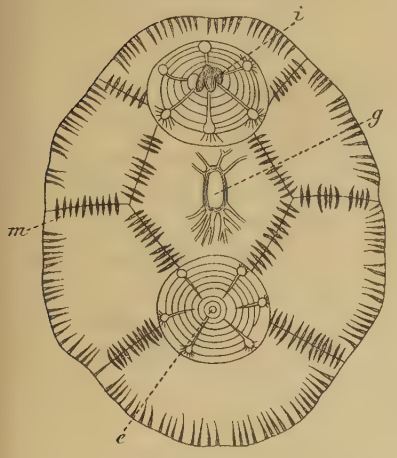
Die Region der beiden Siphonen von *Chelyosoma productum* Stimps. in Oberflächenansicht. (Nach Drasche.) $^3/_2$.
e = Egestionsöffnung; *i* = Ingestionsöffnung; *mp* = die beiden Mittelplatten zwischen den Siphonen; *rp* = die 12 Randplatten; *sp* = Siphonalplatten, je sechs an einem Sipho.

Seite ein allerdings nicht in Felder getheiltes, sondern glattes und homogenes Hornintegument tragen. Bei beiden Formen wird jeder Sipho von sechs Platten bedeckt, die bei der einen Art dreikantig, bei der anderen (*Ch. productum*) viereckig sind. Diese letztere Species besitzt ferner noch 14 Schilder, von denen zwei fünfseitig sind und zwischen den Siphonen liegen, während die 12 übrigen in Grösse und Form sehr ungleich sind und den Rand einnehmen (Textfigur 36). *Ch. Macleayanum* zeigt ausser den Siphonalplatten nur acht Schilder, von denen eines sechseckig geformt ist und central zwischen den beiden Siphonen steht. Sehr eigenthümlich ist hier auch das Verhalten gewisser Muskel der Leibeswandung. Unter den Hornplatten und dem von ihnen bedeckten Ektodermepithel finden sich nämlich sehr zahlreiche kurze und feine Muskelfaserzüge, welche parallel zur Oberfläche verlaufen und die Trennungslinien zwischen den Platten senkrecht kreuzen, sodass die Platten selbst dadurch wie durch Zwirnnähte zusammengehalten erscheinen (Textfigur 37). Die regelmässige Lagerung der schildförmigen Platten verleiht diesen Ascidien bei der Betrachtung von der freien Seite

aus ein an Schildkröten erinnerndes Aussehen und hat zu dem Genusnamen *Chelyosoma* Veranlassung gegeben.

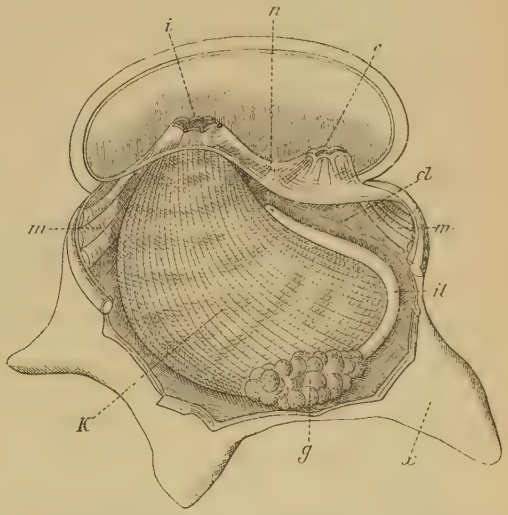
Am merkwürdigsten vielleicht ist die Differenzirung, die der Cellulosemantel von *Rhodosoma* erfährt. Die erste genauere Beschreibung hat Lacaze-Duthiers (1865) gegeben, und er hat, da es ihm entgangen war, dass das Genus bereits früher unter anderen Namen kurz angeführt worden war, seine Form *Chevreulius callensis* genannt. Auf den ersten Anblick erinnert diese Ascidie an eine mit zwei Schalenklappen versehene Muschel. Der äussere Cellulosemantel bildet nämlich zwei Schalen ähnliche, ziemlich harte horn- oder knorpelartige, starre Verdickungen (vgl. Textfigur 38). Die hintere, weitaus grössere umhüllt den grössten Theil des

Fig. 37.



Chelyosoma Macleayanum nach Entfernung der Hornplatten. (Nach N. Wagner.) Schwach vergrössert. *e* = Egestionsöffnung; *g* = Ganglion; *i* = Ingestionsöffnung; *m* = Muskelfasern, an der Unterseite der Hornplatten gelegen.

Fig. 38.



Rhodosoma callense von links gesehen. Der Deckel ist aufgeklappt und die linksseitige Leibeswand entfernt. (Nach Lacaze-Duthiers.) $^{10}/_{1}$. *cl* = Cloake; *e* = Egestionsöffnung; *g* = Geschlechtsorgane; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *k* = Kiemenkorb; *m* = Schliessmuskeln; *n* = Ganglion; *x* = Cellulosemantel.

Körpers und ist festgewachsen. Die kleinere liegt ihr wie ein Deckel auf und ist beweglich, in der Weise, dass sie vorn rechts durch ein horizontal verlaufendes Gelenk mit der hinteren Schale sich verbindet und bei Contraction des Vorderkörpers des Thieres von rechts nach links zuklappt. Im weiten Umkreis um die beiden Siphonen bleibt im vordersten Leibesabschnitt der Cellulosemantel dünn, weich und biegsam, sodass diese ganze Region durch die Leibesmuskeln weit zurückgezogen werden kann, während der Deckel über ihr sich schliesst. Dieser Verschluss des Deckels erfolgt durch besonders differenzirte Muskeln der Leibeswandung, die sich in der Nähe des Charnieres ansetzen. Die Oeffnung der Schalen

geschieht nach Aufhören der Muskelcontraction durch die Längsstreckung des Thieres infolge der Elasticität der Leibeswandungen. Dass, wie Heller angiebt, ein besonderer mittlerer Muskel, der an der Innenseite des Deckels sich inserirt, durch seine Contractionen das Heben der oberen Schale veranlassen sollte, ist nicht recht wahrscheinlich. Die beiden Schalenhälften variiren übrigens bei den verschiedenen Individuen sehr beträchtlich in Bezug auf Form und Grösse. Zuweilen stellt die untere ein ansehnlich langes cylindrisches Rohr dar, dem die obere nur wie eine kleine Klappe aufliegt, bestimmt, die vordere Oeffnung zu verschliessen.

Die hohe Bedeutung der Ausbildung einer solchen zweiklappigen beweglichen Schale an dem Cellulosemantel für den Schutz und die Sicherheit des Thieres liegt auf der Hand.

Als Schutzeinrichtungen, die gleichzeitig dem Mantel grössere Festigkeit verleihen, sind auch die anderen oben beschriebenen hornartigen Platten und Höcker aufzufassen, obwohl der Vortheil nicht immer so deutlich hervortritt wie bei *Rhodosoma*. Die stachelartigen Mantelerhebungen der Cynthien, die besonders die beiden Körperöffnungen umgeben, wirken direct als Waffen. Sie sowohl wie die feineren Erhebungen über die Oberfläche des Mantels werden erst im nächsten Abschnitte behandelt werden, da sie histologisch geprüft werden müssen.

Fremdkörper in und auf dem Mantel. Es muss an dieser Stelle noch einer anderen äusseren Eigenthümlichkeit vieler Ascidienmäntel gedacht werden, die als Schutzeinrichtung, aber zum Theil in einem anderen als dem eben behandelten Sinne, zu deuten ist. Bei zahlreichen Species fast aller Gattungen der Molguliden, bei vielen Cynthideen, bei einigen Ascidiiden (*Ascidia*), dann unter den Synascidien besonders bei *Heterotrema, Glossophorum, Psammaplidium, Chorizocormus, Oculinaria*, bei einigen *Polyclinum* und *Aplidium* ist der Mantel mit Sand- und Fremdkörpern aller Art bedeckt.

In mehreren Fällen durchsetzen die Fremdkörper fast die ganze Manteldicke und sind mit dem Cellulosegewebe so innig verbunden und verwachsen, dass sie wie seine eigenen Theile erscheinen und seine Farbe und Consistenz in bemerkenswerther Weise beeinflussen (z. B. *Glossophorum, Psammaplidium*, vgl. oben p. 202). Durch die eingebetteten Sandtheilchen, Kiesel- und Kalknadeln von Spongien, Schalenpartikel von Muscheln und Schnecken etc. gewinnt der Mantel unzweifelhaft eine viel bedeutendere Festigkeit und Stärke und verleiht den inneren Weichtheilen einen erhöhteren Schutz (Fig. 2, Taf. XIV). Die Fremdkörper wirken hier in einer ganz ähnlichen Weise wie die in reicher Menge gebildeten Spicula im Mantel von *Didemnum* oder *Leptoclinum*.

Meistens liegen aber die fremden Theile dem Mantel nur äusserlich auf, sei es, dass sie durch besondere Mantelfortsätze festgehalten werden, sei es, dass sie direct an der mehr oder minder rauhen Oberfläche festkleben. Mit einer Bürste lassen sie sich gewöhnlich leicht und vollständig entfernen, und die Mantelfläche tritt dann in ihrer natürlichen Beschaffenheit

wieder hervor. Besonders in den Gattungen *Microcosmus, Polycarpa* und anderen findet man zuweilen Individuen, die zum Theil von verhältnissmässig sehr grossen Fremdkörpern so vollständig bedeckt sind, dass nur die Spitzen der Siphonen frei bleiben und die Ascidie auf den ersten Anblick innerhalb dieser Schutt- und Sandmasse kaum sichtbar wird. Es verhalten sich aber häufig verschiedene Individuen einer Art in dieser Beziehung recht verschieden. *Cynthia sigillata* Lac. u. Del., *Microcosmus spinosus* Lac. u. Del., *Polycarpa varians* Hell., *P. rustica* Lin., *P. tenera* Lac. u. Del. und andere erscheinen meist mehr oder minder stark incrustirt, zuweilen aber auch ganz nackt, ohne jeden Belag. Auch diese nur oberflächlich dem Mantel anhaftenden Fremdkörper sind geeignet, zum Schutze des Thieres zu dienen, indem sie die Widerstandsfähigkeit gegen gröbere mechanische Insulte erhöhen. Doch wird man ihre vornehmliche Bedeutung, wie es ja in der That auch bereits geschehen ist, in einer anderen Richtung suchen müssen. Bei einigermaassen vollständiger Sandbedeckung verliert die Ascidie jede äussere Thierähnlichkeit und gleicht auf den ersten Blick einem regellos zusammengetragenen Haufen lebloser Körper. Diese Aehnlichkeit wird die Ascidie sicher in vielen Fällen vor Nachstellungen schützen, weil das Thier nicht erkannt wird. Doch darf man auf der anderen Seite die Bedeutung dieser Art Mimetismus, die schützende Kraft der Aehnlichkeit mit leblosen Gegenständen, nicht überschätzen. Der gewohnte Feind weiss die Ascidie auch in dieser Verkleidung zu finden und zur Beute zu machen. Es ist in dieser Beziehung bemerkenswerth, wenn Lacaze-Duthiers (1874, p. 133) berichtet, dass die mit einer vollständigen Sandkruste bedeckten und kugligen Sandballen täuschend ähnlichen Molguliden (*Molgula* (*Anurella*) *roscovita*) in den von ihm errichteten Parcs sofort von Krabben (*Cancer maenas*) angegriffen und vollständig ausgefressen wurden.

Consistenz des Mantels. Die Mantelmasse ist von ausserordentlich verschiedener Consistenz, doch im allgemeinen bei sehr nahe verwandten Formen ziemlich übereinstimmend. Auch individuelle Verschiedenheiten fehlen nicht ganz, obwohl sie sich fast immer nur in sehr engen Grenzen bewegen; weicher und weniger fest sind in der Regel die Mäntel jugendlicher Thiere. Zuweilen sind die Cellulosemäntel äusserst weich, schleimartig beschaffen, und zwar besonders an der Oberfläche, wo sich der Schleim in Fäden auszieht, rasch abgescheuert, aber immer wieder ersetzt wird. Das ist besonders bei einigen Synascidien der Fall (*Distoma mucosum* Drasche, *Distaplia lubrica* Dr.). Gewöhnlich geben die Autoren an, dass bei diesen Ascidien „der Mantel Schleim absondere". Da aber besondere Schleimdrüsenzellen im Cellulosemantel bisher nicht nachgewiesen worden sind, dürfte es sich wohl nur um eine rasch eintretende schleimige Zersetzung der ohnehin weichen Mantelsubstanz handeln. Doch wäre es immerhin noch werth, den Sachverhalt näher zu prüfen. Etwas consistenter, mehr oder minder weich gelatinös ist der Mantel bei fast allen jugendlichen Ascidien, wenn er noch eine feine

durchsichtige Hülle darstellt, die zunächst zellenfrei ist. Auch bei alten Thieren finden sich gelatinöse Mäntel, so z. B. häufig bei Diplosomiden, einigen Distomiden und auch Polycliniden; unter den Monascidien bei einigen Ascidiiden und Cioniden. Meist besitzt aber der Mantel eine etwas grössere Härte und Festigkeit und erscheint etwa fleischartig, ziemlich resistent und elastisch. Oft wird er knorpelartig mehr oder minder hart und gewinnt zuweilen gleichzeitig eine sehr bedeutende Dicke, wie es in hervorragender Weise bei der Gattung *Pachychloena* der Fall ist. Häufig (bei sehr vielen Cynthideen) ist der Mantel vollkommen lederartig gestaltet. Er kann dann oft eine verhältnissmässig nur geringe Dicke besitzen, fast membranartig erscheinen, aber doch eine so ausserordentlich zähe und feste Beschaffenheit zeigen, dass er nur mit ganz scharfen Scheeren oder Messern in beliebiger Weise sich zerschneiden lässt.

Volumen und Masse des Mantels. Auf embryonalen Stadien erscheint stets der Mantel als ein feines membranartiges Gebilde, das an Masse gegenüber dem eigentlichen Ascidienkörper verschwindend klein ist. Sobald aber die Mantelzellen aufzutreten beginnen, leitet sich ein so intensives Wachsthum ein, dass das Mantelvolumen in den meisten Fällen das Gewicht des übrigen Körpers nahezu erreicht. Bei den Synascidien dürfte es, insoweit sich dies mit einiger Sicherheit abschätzen lässt, vielleicht die Regel sein, dass die Masse des Cellulosemantels die der gesammten Einzelthiere noch übertrifft, und auch bei Monascidien findet sich zuweilen ein derartiges Verhältniss. Namentlich bei alten Thieren scheint das Mantelgewicht sich im Verhältniss zum inneren Weichkörper immer grösser zu gestalten, was darauf hindeutet, dass auch im Alter noch das cellulosehaltige Gewebe mit grösserer Intensität zunimmt. Die weiter unten noch zu erörternde Thatsache, dass bei den Synascidien das Mantelgewebe die Lebensdauer der eigentlichen Zooide um ein Erhebliches überdauern kann, lässt das starke Wachsthum des Mantels bei alten Thieren nicht unverständlich erscheinen. In alten dickmanteligen Monascidien (*Phallusia mammillata*) übertrifft nun die Mantelmasse sehr häufig das Gewicht des inneren Weichkörpers um fast das Doppelte, und nach Loewig und Kölliker soll bei dieser Ascidie der Cellulosemantel zuweilen $^3/_4$ des gesammten Körpergewichtes*), also dreimal soviel als die inneren Weichtheile betragen.

2. Der histologische Bau des Cellulosemantels.

a. *Die Mantelzellen.*

Alle Eigenthümlichkeiten der Mantelzellen erklären sich aus deren Genese. Solange man diese Elemente vom ektodermalen Hautepithel herleitete, schien der Bau des Mantelgewebes schwer verständlich, und

*) Diese Angabe ist später meist so missverstanden worden, dass Kölliker und Loewig behauptet hätten, es betrage die reine Cellulose $^3/_4$ des Gesammtgewichtes.

man konnte selbst darüber streiten, ob die Auffassung als Bindegewebe berechtigt sei oder nicht. Seitdem zuerst Kowalevsky (1892) den Nachweis geführt hat, dass die Mantelzellen ausgewanderte Mesenchymzellen sind, welche das ektodermale Hautepithel durchwandert haben, kann es nicht mehr auffallend erscheinen, dass die Zellen innerhalb der cellulosehaltigen Grundsubstanz ähnliche Formen annehmen und zu ähnlichen Geweben sich vereinigen wie in der primären Leibeshöhle.

Während Kowalevsky's an *Phallusia mammillata* gewonnene Ergebnisse auf der einen Seite bei zahlreichen anderen Tunicaten vollauf bestätigt werden konnten (Salensky bei *Pyrosoma*, Seeliger bei *Clavelina* und *Salpa*), hielt auf der anderen Julin (1892) an der ektodermalen Herkunft wenigstens gewisser Mantelzellen fest. Bei *Styelopsis grossularia* V. Ben. unterscheidet er nämlich bezüglich ihrer Genese die farblosen hellen und die pigmentirten Zellen. Nur die letzteren sollen aus Mesenchymzellen hervorgehen und als Phagocyten thätig sein können. Die farblosen Mantelzellen dagegen sollen ausgewanderte Ektodermzellen sein und dazu dienen, die Cellulosesubstanz für den in der postembryonalen Entwicklungszeit sich vergrössernden Mantel zu liefern. Doch ist der ektodermale Ursprung der farblosen Zellen durch Julin nicht in überzeugender Weise dargethan, sondern mehr aus dem Mangel des Pigmentes und der darauf sich gründenden Aehnlichkeit mit den Elementen des Hautepithels erschlossen worden. Neuerdings hat auch Salensky (1895) für *Didemnum niveum* einen doppelten Ursprung der Mantelzellen behauptet. Die Elemente in der äusseren Mantelschicht, die vorwiegend Hohl- oder Blasenzellen sind, sollen umgebildete Kalymmocyten (Testazellen) sein*), die amöboiden Zellen der tieferen Faserschicht dagegen sollen aus dem ektodermalen Hautepithel stammen. Bei *Distaplia magnilarva* wieder sind nach Salensky die Mantelzellen zum Theil Testazellen, zum Theil ausgewanderte Mesenchymelemente.

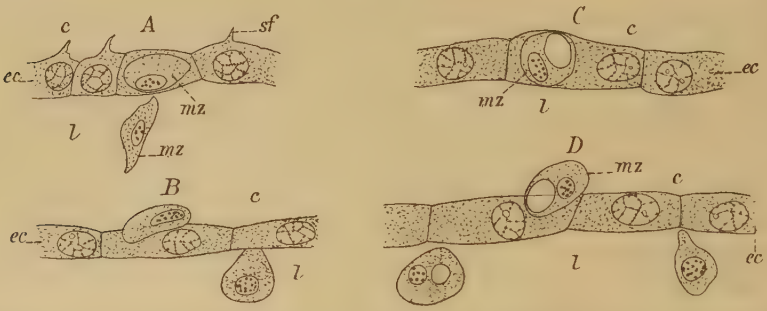
Amöboide Wanderzellen. Als die ursprünglichste Form der Mantelzellen wird daher die anzusehen sein, in welcher die Mesenchymzellen das Ektoderm durchwandert haben. Es zeigt sich aber, dass der feinere Bau dieser eben in die cellulosehaltige Mantelgrundsubstanz übertretenden Elemente selbst bei ein und derselben Art verschieden sein kann. Bei *Clavelina* z. B. (Textfigur 39) haben die amöboiden Wanderzellen meist einen in allen Theilen gleichmässig gekörnten Plasmakörper, oft aber besitzen sie bereits eine grosse Vacuole, zuweilen auch sehr kleine zahlreiche, sodass das Plasma wie schaumig erscheint. In anderen Fällen sind die jugendlichen Mantelzellen bereits pigmentirt; zuweilen erscheinen sie mit Dotterkörperchen beladen (Fig. 5, Taf. XIV). Auch ältere Mantelzellen sollen, wie weiter unten (p. 226 u. 263) ausgeführt werden wird, Fremdkörper aller Art aufnehmen und verdauen können, oft aber

*) Die ausführlichere Darstellung von Salensky's Befunden, die im wesentlichen zu der alten Deutung der Testazellen als den Cellulosemantel bildende Elemente zurückführen, ist weiter unten in dem die Embryonalentwicklung behandelnden Kapitel nachzusehen.

treten, wie in dem abgebildeten Fall, schon die Mesenchymzellen mit Dotterschollen erfülltem Plasma in die Cellulosesubstanz ein. Stets kommt den jungen Mantelzellen eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte amöboide Beweglichkeit zu.

Die Mantelzellen können sich durch Theilung vermehren, und in der Regel weichen die Tochterzellen bald auseinander, um sich, so wie es die immer neu einwandernden Mesenchymzellen thun, mehr oder minder gleichmässig innerhalb der Mantelgrundsubstanz zu vertheilen. Zuweilen finden sich aber ganze Zellnester, in welchen die Zellen dichtgedrängt nebeneinander liegen, ohne durch Zwischensubstanz getrennt zu sein. Loewig und Kölliker haben sie bei *Cynthia papillosa* beobachtet und als knorpelähnliche Elemente mit „endogener Zellvermehrung" gedeutet. Recht

Fig. 39.



Wanderung von Mesenchymzellen aus der primären Leibeshöhle durch das ektodermale Hautepithel in den äusseren Cellulosemantel bei eben festgesetzten Larven von *Clavelina lepadiformis*. $^{1500}/_{1}$.

c = äusserer Cellulosemantel (nicht conturirt); *ec* = Ektodermepithel; *l* = primäre Leibeshöhle; *mz* = Mesenchym- resp. Mantelzellen; *sf* = Secretfäden der Ektodermzellen. *A* Mesenchymzelle ganz im Epithel eingeschlossen. *B* Mesenchymzelle, im Begriff zur Mantelzelle zu werden. *C* und *D* dieselben Stadien bei einer vacuolisirten Mesenchymzelle.

typisch erscheint ihr Vorkommen bei *Styela armata*, bei der die Mantelzellhaufen von einer gelappten verdichteten Schicht der Cellulosegrundsubstanz perlenähnlich umschlossen werden (Lacaze und Delage). Ob die Zellnester nur durch rasch aufeinander folgende Theilungen einer oder weniger Mantelzellen entstanden sind oder ob gleichzeitig auch noch andere Wanderzellen hinzugetreten sind, ist nicht festgestellt. Bei *Cystodites durus* Drasche sammeln sich sehr zahlreiche Mantelzellen zwischen Thorax und Abdomen der Thiere an und bilden hier einen horizontalen das Zooid umgebenden Ring (Lahille).

Spindelförmige und verzweigte Zellen. Von jenen amöboiden Zellen sind alle anderen Elemente des Mantels abzuleiten. Erstlich die spindelförmigen und die sternförmigen oder verästelten Bindegewebszellen. Man findet leicht in demselben Mantelgewebe alle möglichen Uebergangsformen von einer noch stark abgerundeten, nur mit wenigen pseudopodienartigen Fortsätzen versehenen oder einer birnförmigen

oder spindelförmigen Zelle bis zur complicirt verzweigten nebeneinander (Fig. 2 und 4, Taf. XIII). Die Zellen können vollkommen isolirt in der Grundsubstanz des Mantels stecken, oder sich mit ihren feinen Fortsätzen verbinden. Das letztere mag häufiger der Fall sein, als es sich in den Präparaten mit Sicherheit nachweisen lässt. Die spindelförmigen Mantelzellen ordnen sich zuweilen reihenförmig an und bilden dann mehr oder minder umfangreiche Faserzüge, die in bestimmten Richtungen verlaufen. Das ist z. B. nach Salensky's Beobachtungen in den hinteren Mantelsträngen der Zooide bei *Diplosoma* der Fall.

Hohl- oder Blasenzellen. Von besonderer Wichtigkeit ist ferner die Ausbildung der sog. Hohl- oder Blasenzellen. Sie beginnt mit der Entwicklung einer Vacuole, wie sie häufig schon in den das Ektoderm durchwandernden Mesenchymzellen auftritt. Beim Vorschreiten der Vacuolenbildung wird das Zellplasma peripher zu gedrängt; füglich bildet es nur eine feine periphere Schicht, die an einer verdickten Stelle den Kern führt. Häufig ist die Vacuolensubstanz längere Zeit von Protoplasmasträngen durchsetzt (Fig. 5 *C*, Taf. XIII). Zwischen vacuolisirten Zellen und den Blasenzellen besteht kein scharfer Gegensatz; die ersteren gehen allmählich in die letzteren, die im allgemeinen eine bedeutendere Grösse besitzen, über. Blasenzellen mittlerer und geringerer Grösse (ungefähr 0,01—0,05 mm) kommen neben anderen Elementen im Mantel sehr vieler einfachen und zusammengesetzten Ascidien vor. Zuweilen aber erreichen die kugeligen Blasenzellen, wie es besonders bei Phallusien der Fall ist, eine sehr beträchtliche*) Grösse und finden sich in so enormer Zahl, dass unter ganz schwachen Vergrösserungen, von den Gefässen abgesehen, fast der gesammte Mantel aus ihnen allein zu bestehen scheint (Fig. 1, Taf. XIII). Bei näherer Untersuchung zeigen sich aber zwischen ihnen in der Grundsubstanz des Mantels alle jüngeren Uebergangsstadien zu den kleinen amöboiden Wanderzellen (Fig. 2, Taf. XIII). Die alten grossen Blasenzellen besitzen nur äusserst spärliches Randplasma und verhältnissmässig sehr kleine Kerne. Es scheint sogar, dass die letzteren füglich vollkommen schwinden können. Auch die plasmatische Randschicht atrophirt stellenweise in ganz alten Hohlzellen. Häufig und zwar besonders in den grossen Blasenzellen lassen sich, wie schon O. Hertwig bemerkt hat, im Randplasma zwei und auch mehrere Kerne mit vollster Deutlichkeit nachweisen. Es haben sich hier also mehrere Mantelzellen zur Bildung einer „Blasenzelle" vereinigt, und diese stellt eine echte Zellblase dar (Fig. 2 und 5 *B*, Taf. XIII).

R. Wagner, der diese Elemente des Ascidienmantels zuerst beobachtet hat, deutete sie als Knorpelzellen. Loewig und Kölliker wiesen mit Recht auf die Aehnlichkeit mit Chordazellen hin, und es

*) Die grössten Hohlzellen, die ich bei *Phallusia mammillata* antraf, hatten Durchmesser von 0,16—0,17 mm. Loewig und Kölliker sowie Schulze fanden sie bis zu 0,11 mm (0,05‴) gross, und das ist auch das normale Maass der grossen Zellen, wenn man von jenen Extremen absieht.

fällt in der That die hohe Uebereinstimmung der Querschnitte durch eine Appendicularien-Chorda und durch die Hohlzellen des *Phallusia*-Mantels sofort auf. So wie die protoplasmatischen Zellenreste und Chordakerne peripher die homogene elastische Chordasubstanz umschliessen (vgl. Fig. 5, Taf. V), so verhalten sich Kern und Plasmaleib der Blasenzellen zum wasserklaren homogenen Inhalt, und wo mehrere Zellen die Blase bilden, wird die Uebereinstimmung noch grösser. Ein Unterschied soll darin bestehen, dass der Inhalt der Blasenzellen nicht fest, sondern flüssig ist, während die centrale Chordamasse einen festen elastischen Stab darstellt. Ich glaube aber, dass der Inhalt der Hohlzellen noch nicht genügend geprüft ist, und es möchte mir scheinen, dass er zu resistent sei, um als Flüssigkeit gelten zu können, dass er dagegen in der That mit der Chordasubstanz eine Aehnlichkeit besitze. Es kann an dieser Stelle daran erinnert werden, dass seinerzeit auch Gegenbaur die elastische feste Chordamasse der Appendicularien für eine Flüssigkeit gehalten hat (vgl. oben p. 119). Die protoplasmatische Randschicht fassten Loewig und Kölliker als Zellmembran auf und liessen sie aus Cellulose bestehen. Damit schien eine wichtige Uebereinstimmung der Mantelzellen mit pflanzlichen Zellen erwiesen zu sein. Aber schon wenige Jahre später hat Schacht dargethan, dass jene „Zellmembranen" keine Cellulose führen und sich in Jod, Schwefelsäure und Aetzkali wie stickstoffhaltige thierische Substanzen verhalten. Die richtige Deutung der angeblichen Membran der Blasenzellen als protoplasmatische Rindenschicht hat zuerst F. E. Schulze gegeben; auch den von Kölliker übersehenen Zellkern gelang es ihm nachzuweisen.

Die Entstehung der Blasenzellen aus den kleinen amöboiden Wanderzellen des Mantels hat zuerst O. Hertwig festgestellt im Gegensatz zu Schulze, der die grossen Hohlzellen als die ursprünglichsten und die sternförmigen Bindegewebszellen als die am meisten umgeformten Elemente des Mantels betrachtet hatte. Die jugendlichen Formen der Mantelzellen waren übrigens schon von Loewig und Kölliker gesehen, aber irrthümlicher Weise für sternförmige freie Mantelkerne oder für runde kernlose Zellen gehalten worden. Schulze erkannte in ihnen echte Zellen mit Kern und protoplasmatischem Körper.

Zuweilen (*Phallusia*) erscheinen die Hohlzellen dadurch etwas modificirt, dass sie sich mit einem körnigen Belag von Kalksalzen bedecken (O. Hertwig).

Eine sehr merkwürdige Form von Mantelzellen haben ferner Loewig und Kölliker bei *Polycarpa pomaria* Sav. beschrieben. Die kernlosen, anfänglich den Mantelpigmentzellen ähnlichen Elemente wachsen bis zu einer Grösse von 0,02‴ (= 0,045 mm) heran unter gleichzeitiger sehr bedeutender Verdickung ihrer Wandung. Füglich zerfällt die Wand in spiralig oder ringförmig aufgewundene Fibrillen, die in Kalilauge und Salzsäure unlöslich sind und die Eigenschaften der Cellulose zeigen.

Das sind Eigenthümlichkeiten, die, wie die Autoren mit Recht hervorheben, sonst nirgends im Thierreich sich wiederfinden. Es ist mir nicht bekannt geworden, dass diese Angaben seither bestätigt worden wären, und so glaube ich, dass eine andere Deutung wohl statthaft ist. Ein Kern wird in diesen Mantelzellen sicher vorhanden sein, nur dass er zwischen den Pigmentkörperchen sich leicht der Beobachtung entziehen kann. Die cellulosehaltigen Fibrillen dürften nicht durch Zerfall einer cellulosehaltigen Zellmembran, sondern in gewöhnlicher Weise entstanden sein, wie die anderen gewellten oder spiraligen Cellulosefasern in der Intercellularsubstanz des Cynthien-Mantels.

Pigmentzellen. Ueberaus häufig finden sich im Ascidienmantel Pigmentzellen. Sie scheinen in den meisten Fällen bereits in der primären Leibeshöhle als solche vorhanden gewesen zu sein und nicht erst im Mantel die Farbstoffe zu bilden. Zuweilen verändert sich die Farbe der Pigmentkörner nach der Durchwanderung des Ektoderms nachträglich noch im Mantel. Bei *Ascidia fumigata* hat es wenigstens den Anschein, dass die schwarzen Mantelzellen aus den gelben Blutzellen hervorgehen (vgl. oben p. 207). Da alle jugendlichen Mantelzellen sich durch Theilung vermehren können, lässt sich selbst bei spärlichem Vorkommen gefärbter Mesenchymzellen in der Leibeshöhle und in den Blutbahnen eine sehr grosse Zahl pigmentirter Mantelzellen wohl verstehen.

Die Pigmentzellen des Mantels sind von verschiedener Form und Grösse, im allgemeinen aber vorwiegend stark abgerundet, kugelähnlich oder ellipsoid. Der Kern ist stets vorhanden (Fig. 3, Taf. XII), häufig allerdings durch die Pigmentkörner so vollständig verdeckt, dass er erst nach deren Auflösung sichtbar wird. Die im Plasma aufgespeicherten Farbkörnern sind meist sphärisch, doch auch unregelmässig geformt und von sehr verschiedener Grösse. Ihre Farbe zeigt alle möglichen Töne, wie dies schon oben (p. 200) bei der Besprechung der äusseren Färbung der Ascidien betont worden ist.

Die Vertheilung der Pigmentzellen im Mantel weist grosse Verschiedenheiten auf. Bald ist sie in allen Schichten ziemlich gleichmässig; bald sind die Pigmentzellen vorwiegeud im äusseren, bald wieder im inneren Theil zu finden. Bei *Cynthia papillosa* z. B. ist das letztere der Fall (Fig. 1, Taf. XII); in den äusseren Mantelschichten werden die grossen schwefelgelben Pigmentzellen immer spärlicher, und es scheint, dass sie dort allmählich zerfallen und sich auflösen (O. Hertwig).

Ausser diesen Mantelzellen, deren farbiges Aussehen auf wohl abgegrenzten Pigmentkörnern beruht, finden sich zuweilen solche, deren Zellkörper gleichmässig homogenfarben erscheinen, ohne besondere Farbkörner erkennen zu lassen. Wahrscheinlich beruht diese Eigenthümlichkeit auf einer vollständigen Lösung des Farbstoffes im Zellplasma. Nach Caullery sollen die braunen Mantelzellen der *Distaplia rosea* derartige Elemente sein.

Es ist gewiss, dass nicht alle Pigmentzellen, die im Mantel sich

finden, als echte dem Ascidienkörper angehörende Gewebszellen betrachtet werden dürfen. Schon oben (p. 202) ist bei der Besprechung der verschiedenen Ursachen der äusseren Färbung darauf hingewiesen worden, dass zuweilen parasitäre, gefärbte einzellige Algen sich im Mantel ansiedeln, die nicht immer von echten Mantelzellen sich deutlich unterscheiden liessen. Für den *Protococcus* bei *Fragaroides aurantiacum* (Fig. 9, Taf. XII) und gewisse grünlichgelbe Zellen bei *Perophora*, *Ciona* und anderen scheint mir die parasitäre Natur festzustehen. Diese pflanzlichen Parasiten können gleichzeitig auch im Blute vorkommen, und es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass sie sowie die wandernden Mesenchymzellen aus diesem in den Cellulosemantel gelegentlich übertreten. Mehrfach scheinen allerdings die Parasiten nur im Blute und nicht auch im Mantel sich zu finden.

Wenn man aber neuerdings (Lubarsch) dazu neigt, alle gelben Zellen im Ascidienblut und die aus ihnen stammenden Zellen des Mantels als parasitäre Algen anzusehen, so ist das zweifellos zu weit gegangen. Bei *Cynthia papillosa* finden sich auch in der primären Leibeshöhle die gleichen gelben Zellen wie im Mantel (Fig. 1—3, Taf. XII), aber ich sehe keinen Grund, weshalb sie pflanzliche Parasiten sein sollten, und dasselbe gilt für die gelben Blutzellen der *Ascidia fumigata*, die wahrscheinlich zu den dunklen und schwarzen Pigmentzellen des Mantels werden. Bei *Phallusia mammillata*, *Ciona intestinalis* (Fig. 5 und 6, Taf. XII) begegnet man den gleichen gelben Pigmentzellen, die stets in den sog. Ocellen sich vorfinden, an verschiedenen anderen Stellen der primären Leibeshöhle und gelegentlich auch im Mantel. Es ist also anzunehmen, dass auch sie echte Gewebszellen und nicht Parasiten der Ascidien darstellen. Immerhin wäre eine Untersuchung wünschenswerth, durch die klar festgestellt würde, welche gelben Zellen der Ascidien parasitäre Algen sind, welche dagegen pigmentirte Gewebselemente.

Zellen mit Reservestoffen. Die mit organischen Nähr- und Reservekörperchen aller Art beladenen Mantelzellen scheinen wohl stets amöboide Beweglichkeit zu besitzen. Zum grössten Theil nehmen sie die Einlagerungen schon in früheren Stadien als Mesenchymzellen auf und durchwandern mit ihnen das Ektodermepithel. Nach und nach werden dann die Stoffe verändert und füglich verbraucht. Diese Reservestoffe der Mantelzellen haben einen sehr verschiedenen Ursprung. Zum Theil rühren sie noch von dem embryonalen Dottermaterial des Eies her, zum Theil auch von den im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung rückgebildeten Geweben des larvalen Ruderschwanzes und der anderen larvalen Organe von nur transitorischer Bedeutung. Bei vielen Synascidien liefert die Rückbildung des aus dem Ei entstandenen Thieres und zuweilen auch die der ersten Knospengeneration den späteren Knospen Nährmaterial, das in deren Mesodermzellen und Mantelzellen sich aufspeichert. Eine weitere stetige Quelle der Reserve- und Nährkörperchen in den Mantelzellen scheint dadurch gegeben zu sein, dass die Nährstoffe fast gar nicht

in der Blutflüssigkeit, sondern in den Blutzellen abgelagert werden und dass solche Blutzellen in den Mantel eintreten können.

Dass auch ältere Mantelzellen erst innerhalb der Cellulosesubstanz mit Nähr- und Reservestoffen sich erfüllen können, ist durch Kowalevsky und Metschnikoff festgestellt worden. Die phagocytäre Thätigkeit der Mantelzellen scheint sich nicht nur auf eingedrungene Parasiten (Bacterien), sondern auch auf rückgebildete alte Zooide des Stockes zu erstrecken.

Häufig sind die in den Mantelzellen aufgespeicherten Stoffe Fette, und zuweilen erfüllen mehrere kleinere oder ein grösseres Fettkörperchen fast den ganzen Zellkörper. Ob diese Fettzellen ihren Inhalt in allen Fällen erst selbst als Resultat ihres Stoffwechsels ausgeschieden oder ob sie die Fettkügelchen zum Theil vielleicht direct gleich in dieser Form von aussen aufgenommen haben nach Art phagocytärer Zellen, lässt sich nicht immer entscheiden. Beides mag vorkommen. Es schien mir, dass Fettzellen mit besonders reichem Inhalt einer raschen Desorganisation entgegen gehen. Wenigstens findet man ziemlich oft Fettzellen in Auflösung und Zerfall begriffen.

Vermeintliches äusseres Mantelepithel. In manchen Fällen wandern die Mantelzellen, nachdem sie das Ektodermepithel durchsetzt haben, durch die ganze Dicke der Cellulose-Grundsubstanz hindurch und gelangen bis zur äusseren Oberfläche des Mantels. Sie können sich hier zuweilen abflachen und täuschen, wenn sie zahlreicher sich finden, ein äusseres Mantelepithel vor. Auch bei Pyrosomen begegnet man solchen oberflächlichen Mantelzellen. So erklärt sich die mehrfach schon früher und auch in neuerer Zeit wieder (Maurice, Lahille) geäusserte Ansicht, dass der Cellulosemantel auf beiden Seiten (aussen und innen) von einem Epithel begrenzt werde. Das innere stellt das ektodermale Hautepithel dar, und auch das angeblich äussere wurde von jenen Forschern für ektodermal erklärt. Solange man die mesodermale Herkunft der Mantelzellen noch nicht kannte, war diese Annahme die gegebene, aber von wesentlicher Bedeutung ist es, dass sowohl Lahille als Maurice das vermeintliche äussere Epithel nicht durch Zusammentreten einzelner Mantelzellen an der Oberfläche erklären, sondern, was namentlich Lahille (1890) für *Pyrosoma* sowohl wie für *Polycyclus* scharf betont, durch frühzeitige Spaltung des embryonalen einschichtigen Ektoderms. Wären diese Vorstellungen richtig, dann müsste man allerdings den Ansichten folgen, die Maurice über die morphologische Bedeutung des Ascidienmantels geäussert hat und die weiter unten (p. 262) noch berührt werden müssen.

b. *Die cellulosehaltige Grundsubstanz.*

Die Ausscheidung der Grundsubstanz des Mantels beginnt ziemlich früh, bevor noch Mesenchymzellen das Hautepithel durchsetzt haben oder in dieses eingetreten sind. Es kann demnach kaum ein Zweifel bestehen, dass die zunächst vollkommen homogen glasartige und durchsichtige

Mantelsubstanz, deren Cellulosegehalt auf diesen frühen Stadien allerdings noch nicht erwiesen und von Salensky für *Didemnum niveum* sogar bestritten ist, anfänglich ausschliesslich vom Ektodermepithel aus gebildet wird*). Wenn später Mesenchymelemente zu Mantelzellen geworden sind, lässt sich die Herkunft der Grundsubstanz nicht mehr so sicher feststellen. Dass auch weiterhin das Hautepithel sich an ihrer Ausscheidung betheiligt, beweisen die von den Ektodermzellen ausgehenden Secretfäden, die sich tief in den Mantel hinein erstrecken. Andererseits aber legt schon die Bedeutung der Grundsubstanz als Intercellularsubstanz eines Bindegewebes die Annahme nahe, dass auch die Mantelzellen die Zwischensubstanz ausscheiden. Das war denn auch schon früher die Ansicht der meisten Beobachter, und O. Hertwig erwähnt ausdrücklich, wie die jugendlichen sternförmigen Mantelzellen zunächst die cellulosehaltige Zwischensubstanz absondern und dann (bei *Phallusia*) sich allmählich zu den grossen Hohlzellen umwandeln. Als man aber neuerdings erkannte, dass die Mantelzellen mesodermalen Ursprungs sind, schien diese doppelte Herkunft der oft ganz homogen und einheitlich erscheinenden Mantelsubstanz aus Elementen zweier verschiedenen Keimblätter den herrschenden theoretischen Ansichten nicht recht angemessen, und man neigte mehr dazu, die cellulosehaltige Grundsubstanz ganz vom äusseren Blatte abstammen zu lassen. Ich sehe nicht, wie aus theoretischen Gründen die Unwahrscheinlichkeit oder gar Unmöglichkeit abgeleitet werden könne, dass die Grundsubstanz des Mantels nicht von beiden Elementen, den Mantelzellen und dem Ektodermepithel, ausgeschieden werde, und möchte glauben, dass in der That beide Keimblätter an der Bildung sich betheiligen. Da wo die Grundsubstanz complicirt structurirt ist, liesse sich daran denken, dass die verschiedenen Theile vielleicht von verschiedenen Elementen abgesondert werden. Das hat auch Salensky für *Didemnum niveum* angegeben, bei dem die innere faserige Mantelgrundsubstanz ektodermalen Ursprungs sein, die äussere zwischen den Hohlzellen gelegene dagegen von Kalymmocyten gebildet werden soll.

Die Grundsubstanz des Mantels ist in allen Fällen cellulosehaltig. So wie fast stets in embryonalen Stadien ist sie auch im ausgebildeten Thier häufig gleichartig homogen, structurlos, mehr oder minder durchsichtig und farblos (*Phallusia*). Die Grundsubstanz lässt sich in der Regel mit Hämatoxylinfärbung recht deutlich machen, wenngleich sie den Farbstoff gewöhnlich nicht einmal so gut aufnimmt wie das Zellplasma. Nicht immer verhält sie sich an allen Stellen gleichartig, sondern zuweilen ist sie nur in den äusseren (*Polycyclus Renieri* Lam., *Didemnum niveum*) oder inneren (*Rhodosoma callense?*) Theilen des Mantels homogen, in den anderen Partien dagegen faserig.

*) Wie in dem die Embryonalentwicklung behandelnden Kapitel ausgeführt werden wird, lässt Salensky, in theilweiser Uebereinstimmung mit der alten Lehre von der Bedeutung der Testazellen, diese homogene Mantelsubstanz des Embryos bei *Distaplia*, *Diplosoma* und *Didemnum* aus den sog. Kalymmocyten (Testazellen) hervorgehen.

Am vollkommensten ist die Fibrillärstructur der Grundsubstanz bei den Cynthien entwickelt, wo die Fasern den grössten Theil der Mantelmasse bilden. Von dem Auftreten nur weniger Fasern in der homogenen Grundsubstanz wie es selbst bei *Phallusia mammillata* vorkommt, bis zu dem Verhalten des Cynthienmantels finden sich alle möglichen Zwischenformen.

Die Fasern sind von sehr verschiedener Länge und Dicke. Zuweilen reichen sie durch einen ziemlich ansehnlichen Theil der gesammten Körperlänge, oft aber sind sie nur sehr kurz (0,02—0,07 mm) und dann auch gewöhnlich dicker als die anderen. Die Dicke der Fasern ist stets eine geringe; Loewig und Kölliker berechnen sie für *Cynthia papillosa* auf 0,0004—0,0009 mm. Häufig kommen in dem Mantel desselben Thieres Fibrillen sehr verschiedener Länge und Dicke nebeneinander vor. Besonders auffallend scheint das bei *Polycyclus Renieri* zu sein (Loewig und Kölliker). Die Fasern dürften in allen Fällen unverzweigt sein*), sie verlaufen selten ganz gerade, meistens mehr oder minder stark gewellt und geschlängelt, zuweilen (*Polycarpa pomaria*) in vollkommenen Spiralen.

Da die Fasern cellulosehaltig sind, zeigen sie die bekannten Erscheinungen der Doppelbrechung des Lichtes (vgl. unten p. 255). Während in der homogenen Grundsubstanz des Cellulosemantels die Lage der optischen Axe kaum festzustellen ist, erscheint sie in den Fibrillen durch deren Längsrichtung fest bestimmt.

Nur wo verhältnissmässig wenige Fasern im Mantel sich finden, ist ihr Verlauf ein ziemlich unregelmässiger, sonst ziehen sie meist in ganz bestimmten Richtungen. Oft verlaufen alle annähernd in einer Richtung und durchflechten sich dabei lose zu einem lockeren filzartigen Gewebe. Zuweilen kreuzen sich die Fasern senkrecht, indem sie in parallel übereinander liegenden Ebenen verlaufen. Treten dann noch Fasern hinzu, welche ziemlich senkrecht in der dritten Dimension ziehen und die beiden ersteren durchsetzen, so erhält das Flechtwerk eine besondere Zähigkeit (einige Stellen im *Cynthia*-Mantel). Besonders regelmässig ist der Faserverlauf im grössten Theil des Mantels bei *Cynthia papillosa*. Hier wechseln Schichten, die sich aus Längsfibrillen und Ringfibrillen zusammensetzen, in ganz regelmässiger Weise miteinander ab (Loewig und Kölliker). Am dünnsten sind die Schichten nahe der Aussen- und Innenseite des Mantels, und hier liegen sie dicht gedrängt übereinander; am dicksten sind sie in der Mitte (Fig. 1, Taf. XII). Da, wo die Pigmentzellen eingebettet sind, sieht man die Fibrillen auseinanderweichen und die Zellen umschlingen (Fig. 2, Taf. XII).

Finden sich in der Grundsubstanz des Mantels nur verhältnissmässig wenige Fibrillen, so kann man sich leicht überzeugen, dass zwischen ihnen und den Mantelzellen eine homogene, wohl ebenfalls cellulosehaltige

*) Ob die von Heller (1875) in der Aussenschicht des Mantels des *Rhodosoma callense* beschriebenen „verästelten Stränge" Intercellularfasern der Grundsubstanz darstellen, vermag ich aus dessen Angaben nicht mit Sicherheit zu entnehmen.

Zwischensubstanz vorhanden ist. Wo, wie so häufig im Mantel der Cynthien, die Fibrillen dicht aneinander gepresst sind und ein filziges Gewebe bilden, ist die sie verbindende homogene Grundsubstanz kaum zu bemerken. Bei *Cynthia papillosa* haben daher auch Loewig und Kölliker ausdrücklich betont, dass zwischen den Fibrillen keine homogene Substanz vorhanden ist. Ich glaube aber doch, dass sie hier und überall, wenn auch nur in geringen Mengen anwesend sein muss, weiss aber allerdings nicht anzugeben, ob sie Cellulose enthält.

Die Cellulose-Grundsubstanz des Mantels kann bei vielen Formen eigenartige, mit einer Veränderung der chemischen Beschaffenheit verbundene Differenzirungen erfahren. Es bilden sich nämlich häufig schon mit dem blossen Auge erkennbare, oberflächlich gelegene, mehr oder minder dicke Platten aus, die als hornartig bezeichnet werden, obwohl deren Chemismus nicht sicher festgestellt ist. Aus Keratin scheinen sie aber nicht zu bestehen. Ich habe oben bereits (p. 215 u. fg.) dieser Bildungen bei *Cynthia, Chelyosoma* und *Rhodosoma* gedacht und kann hier über ihren feineren histologischen Bau nichts weiter hinzufügen, da präcise Angaben darüber fehlen. Bei *Rhodosoma* scheint übrigens gerade die „hornartige Schicht" durch eine fibrilläre Structur der Grundsubstanz sich auszuzeichnen, während diese in den tieferen Lagen hyalin sein soll. Wenigstens liesse sich das aus Heller's (1875) Darstellung entnehmen. Nachdem Heller erwähnt hat, dass der Bau des Mantels an allen Stellen der wesentlich gleiche sei, fährt er fort: „Die äussere Hautschicht ist immer fester und dichter, an ihrer Oberfläche gewahrt man zahlreiche gewundene, verästelte Stränge und dazwischen zerstreut runde blasenartige Körper mit einem oder mehreren rundlichen Kernen im Innern [!]."

c. *Mikroskopische Einlagerungen.*

Die mikroskopischen Einlagerungen des Ascidienmantels sind zweierlei Art: erstlich sind es verschiedene anorganische Substanzen, die sich in den mannigfachsten Formen im Cellulosemantel abgelagert finden, und zweitens begegnet man in der homogenen Grundsubstanz gewissen organischen Einschlüssen. Die ersteren sind entweder kalkiger oder kieseliger Natur, doch ist ihre chemische Beschaffenheit bisher nur sehr ungenügend erforscht, und wahrscheinlich wird sie sich bei eingehender Untersuchung als recht mannigfaltig herausstellen. In der Asche des Ascidienmantels (*Phallusia mammillata*) sind durch Schütze (vgl. unten p. 260) ziemlich zahlreiche verschiedene anorganische Verbindungen nachgewiesen worden, und es ist vielleicht nicht unwahrscheinlich, dass mehrere von ihnen, und nicht nur zwei, in Form von wohl differenzirten mikroskopisch nachweisbaren krystallinischen Körperchen vorkommen dürften. Noch weniger gut bekannt sind die organischen Ablagerungen. Es kommen hier in Betracht Fett- und Pigmentkörner.

Kalkeinlagerungen. Die wichtigsten und verbreitetsten mikroskopischen Einlagerungen des Ascidienmantels sind die kalkigen. Fast

immer erscheinen sie als krystallinische Körper in bestimmten Formen und werden dann Kalkspicula genannt. Nur selten bestehen die Ablagerungen aus feineren Körnchen kugelähnlicher oder unregelmässiger Gestalt in oder auf den Mantelzellen. In der ganzen Familie der Didemnidae gibt es nur zwei oder drei Formen, welchen die Spicula fehlen; in der der Diplosomidae ist eigentlich nur der Mangel (*Diplosoma*) oder das Vorhandensein (*Diplosomoides*) der Spicula das einzige sichere Merkmal, das die beiden Gattungen scharf trennt. Bei Distomiden kommen zuweilen (*Cystodites*) eigenthümlich geformte Spicula vor und bei Botryllіden finden sich nach Loewig und Kölliker Kalkconcretionen in den Mantelzellen. Wenn freilich auch nicht so verbreitet wie bei den Synascidien, so führen doch auch manche Monascidien und sociale Ascidien Mantelspicula zum Theil von höchst eigenthümlicher Form. Charakteristisch ist ihr Vorkommen für die Gattung *Rhabdocynthia*; ferner finden sich Kalkeinlagerungen bei einigen *Boltenia*, *Microcosmus*, *Phallusia*, *Pachychloena*, nach Loewig und Kölliker auch bei *Clavelina* und einigen anderen*).

1) In der einfachsten Form, als eine Ansammlung von kleinen Körnchen, sind die Kalkeinlagerungen bei *Phallusia mammillata* zu beobachten. Sie bedecken hier als ein körniger Belag manche Hohlzellen. Ob die Körner aus kohlensaurem Kalk bestehen, ist nicht festgestellt; O. Hertwig erwähnt nur, dass es „Kalksalze" seien.

Bei *Botryllus violaceus* kommen nach der Darstellung von Loewig und Kölliker runde, birnförmige, spindelförmige und sternförmige Mantelzellen vor, die in ihrem Inneren Kalkconcretionen führen sollen. Diese letzteren scheinen sich aus einzelnen amorphen Kalkkörperchen zusammenzusetzen und sind meines Wissens seither nicht wieder untersucht worden.

Fig. 40.

Mantelgefässendigung mit anhaftenden Spiculis von *Pachychloena gigantea* Herd. (Nach Herdman.) $^{330}/_{1}$.
my = Mantelgefäss.

2) a. Die einfachste Form krystallinischer Kalkablagerungen stellen die einfachen stäbchenförmigen oder nadelförmigen Spicula dar, die gewöhnlich spitz zulaufende Enden besitzen. Herdman fand sie bei *Pachychloena gigantea*, gibt allerdings nicht an, ob sie kalkiger Natur seien. Die Krystalle sind von verschiedener Grösse und sitzen den Mantelgefässwandungen auf. Die grösseren sind deutlich gelb gefärbt; die kleineren sind farblos und stehen in radiären Bündeln (Textfig. 40). Herdman ist zweifelhaft, ob diese Bildungen nicht Kunstproducte seien, die durch die Conservirungen mit Alkohol hervorgerufen wurden.

*) Bei *Culeolus* scheinen die Spicula nur auf bestimmte blutführende Räume der primären Leibeshöhle beschränkt zu sein und im Cellulosemantel vollkommen zu fehlen.

b. Am verbreitetsten sind die sternförmigen Spicula. Sie durchsetzen zuweilen fast den ganzen Mantel und sind so zahlreich, dass sie dem ganzen Stock ein weisses kalkartiges Aussehen verleihen (*Leptoclinum candidum*). In anderen Fällen finden sie sich nur in der tieferen Mantelschicht, während in der oberflächlichen Blasenzellen liegen (*Leptoclinum Thomsoni* Herd., vgl. auch *Didemnum lobatum* in Fig. 1, Taf. XIV). Zuweilen liegen wiederum die Spicula mehr oberflächlich (*Leptoclinum Jeffreysi* Herdman). Die Gestalt dieser Spicula zeigt im einzelnen sehr grosse Verschiedenheiten. Die in einem Punkte zusammentreffenden Kalkstrahlen sind oft einfach nadelförmig oder stäbchenförmig; das ist meist in jugendlichen Spiculis (Fig. 15 A und Fig. 16—18, Taf. XIV), zuweilen aber auch in bereits vollkommen entwickelten der Fall. Die Kalknadeln oder Stäbe sind meist je nach ihrer Länge in bestimmter Weise angeordnet, sodass ziemlich regelmässige Formen entstehen.

Als eine besondere Modification der sternförmigen Spicula betrachte ich die, welche Giard bei *Didemnum sargassicola* beschrieben hat. Die stäbchenförmigen Strahlen gehen hier von einem ziemlich umfangreichen centralen kugeligen und concentrisch geschichteten Kalkkörper aus (Fig. 10 A, Taf. XIV).

Ein dritter Typus der sternförmigen Spicula besteht darin, dass die Sternstrahlen eine gedrungenere, pyramidenähnliche, lanzettförmige oder selbst blattähnliche Gestalt annehmen. Der Formenreichthum dieser Art Spicula ist ausserordentlich gross. Fig. 15 B, C, D, Taf. XIV zeigen drei verschiedene Spicula aus dem Mantel von *Didemnum lobatum*, und ähnliche Kalkeinlagerungen sind auch bei anderen *Didemnum* und *Leptoclinum* sehr häufig. (Vgl. *Leptoclinum candidum* Della Valle in Fig. 11, Taf. XIV.)

c. Von den sternförmigen Spiculis mit breiteren blattähnlichen Strahlen lassen sich die blüthenähnlichen oder kelchförmigen Spicula ableiten. Sie entstehen aus jenen dadurch, dass die Strahlen nicht mehr nach allen Richtungen ausgehen, sondern vornehmlich in einer Ebene entspringen und blüthenblattähnlich werden. Ausser einem Hauptkranz grösserer Blätter können noch ein oder mehrere kleinere innere Blattkränze vorkommen. Auch dieser Typus der Mantelspicula zeigt sehr mannigfache Formen. Einige von ihnen habe ich auf Taf. XIV abgebildet. Fig. 9 stellt ein Spiculum von *Leptoclinum perforatum* dar, Fig. 10 B von *Didemnum sargassicola*. In dem letzteren sind die einzelnen Strahlen so breit, dass sie miteinander zu einem flachen Kelch vollständig verwachsen erscheinen. In Fig. 12 sieht man zwei verschiedene Spicula von *Diplosomoides pseudoleptoclinum*; gerade bei dieser Form ist die Variabilität ganz besonders ausgeprägt.

d. Einen sehr abweichenden Typus repräsentiren die hantelförmigen Spicula, die Drasche im Mantel der *Boltenia pachydermatina* Herd. beschrieben hat. Der ziemlich dicke und kurze Kalkstab spaltet sich an

beiden Enden in je vier ziemlich regelmässig gestellte, warzenförmige Theile (vgl. Fig. 8, Taf. XIV).

e. Sehr eigenthümlich sind die borstenwurmähnlichen, kratzborstenförmigen Spicula, die ziemlich allgemein verbreitet im Genus *Rhabdocynthia* sich finden; auch bei *Microcosmus* kommen sie vor. An einem verhältnissmässig starken Hauptstabe sitzen zahlreiche hintereinander gelegene feine Borstenkränze. Der kalkige Hauptstab ist gerade oder säbelförmig gekrümmt, gleichmässig cylindrisch oder an einem oder an beiden Enden verjüngt. Zuweilen ist ein Ende kolbenförmig angeschwollen oder auch mit einem knopfartigen Aufsatz versehen (Fig. 13, Taf. XIV).

f. Bemerkenswerth sind endlich auch die scheibenförmigen Spicula, die für die Gattung *Cystodites* charakteristisch sind. Sie umlagern hier die Zooide und bilden namentlich um jüngere Thiere ein vollständiges Kalkgehäuse. Die einzelnen Spicula sind in der Regel diskusförmig, von mehr oder minder kreisähnlichem Umriss. Ihre Grösse ist ausserordentlich verschieden und kann im Durchmesser bis 0,54 mm betragen (*Cystodites inflatus* Heiden). Zuweilen erscheint die Kalksubstanz in concentrischen Schichten und radiären Streifungen (Fig. 14, Taf. XIV). —

Bei mehreren Ascidien, deren Cellulosemäntel Spicula führten, finden sich gleichzeitig kalkige Ablagerungen an den verschiedensten Stellen in der primären Leibeshöhle resp. in den Blutbahnen. Sie werden in dem das Bindegewebe und Mesenchym behandelnden Kapitel besprochen werden, und es wird sich dann zeigen, dass die Spicula im Mantel und in der Leibeshöhle zuweilen recht verschieden sein können.

In der Regel variiren die Spicula im Mantel eines Thieres oder auch bei verschiedenen Individuen einer Species nur so unerheblich, dass sie sich innerhalb eines der oben angeführten Formtypen halten. Dies zeigen recht überzeugend die auf Taf. XIV, Fig. 15—18 abgebildeten Spicula von *Didemnum lobatum*. Die kleineren mit nadelförmigen Radien mögen wohl sämmtlich noch unentwickelte Stadien sein. In den ausgebildeten fällt vor allem die Inconstanz der Strahlenzahl auf, die in dem einen Fall ein Multiplum von fünf, im anderen von sechs darstellt. Aehnliche Variationen finden sich nach Drasche und Giard bei den sternförmigen Spiculis zahlreicher Synascidien (*Didemnum cereum, D. niveum, Leptoclinum Lacazei, L. gelatinosum, L. fulgidum, Eucoelium parasiticum* und vielen anderen). Ebenso variiren die blumenkelchförmigen Spicula recht erheblich, sowohl in der Form wie in der Zahl der Strahlen des Kelches (*Leptoclinum perforatum*, *Diplosomoides pseudoleptoclinum*), und auch die kratzborstenförmigen der *Rhabdocynthia* zeigen individuelle Verschiedenheiten.

Zuweilen aber finden sich in einem Thiere Spicula verschiedener Typen nebeneinander. Bei *Didemnum sargassicola* zeigen nicht nur die oben erwähnten eigenthümlichen sternförmigen Spicula ziemlich auffallende

Variationen, sondern es treten daneben auch, wie es scheint ziemlich unvermittelt, blumenkelchförmige auf (Fig. 10, Taf. XIV). Ganz ähnlich verhält es sich bei *Didemnum cereum* (Giard). Dagegen scheinen, soweit sich das aus Giard's Abbildungen erschliessen lässt, bei einer Varietät des *Didemnum sargassicola* Var. *griseum* zwischen sternförmigen und blumenkelchähnlichen Spiculis Uebergangsstadien vorzukommen.

Die Entstehung der Kalkspicula ist bisher nur unvollkommen bekannt geworden. Giard und Drasche fanden ein und zuweilen mehrere Spicula innerhalb einer Zelle, und daraus ergibt sich der Schluss, dass die Kalkbildungen im Zellinnern erfolgen müssen. Ich habe zahlreichere Spicula niemals von einer Zelle umschlossen angetroffen und glaube daher, ohne allerdings das gleiche Object untersucht zu haben, dass die Membran, die Giard einen Haufen von 1—2 Dutzend Spiculis umschliessen lässt, die Wand einer von mehreren Zellen begrenzten Blase ist.

Im conservirten Material habe ich die jüngsten Spiculastadien schon als kleine Sterne gesehen, die in Blasenräumen an der Aussenseite der protoplasmatischen Körper der Mantelzellen gelegen waren. In zahlreichen Fällen habe ich mit Sicherheit feststellen können, dass die mit einer wasserklaren Flüssigkeit erfüllten Blasenräume von mehreren Mantelzellen und häufig zum Theil auch von der cellulosehaltigen Grundsubstanz begrenzt wurden (Fig. 16 und 18, Taf. XIV). Auf den jüngsten von mir aufgefundenen Stadien erstreckten sich protoplasmatische Fortsätze der Zellen in das Blaseninnere manchmal bis zur Spiculaanlage. Zuweilen aber habe ich auch nur einen Zellkörper am Blasenraum aufgefunden (Fig. 17, Taf. XIV), während ein grosser Theil der Blasenwand von der homogenen Mantelgrundsubstanz gebildet wurde.

Darnach gelange ich zu folgender Vorstellung über die Entstehung der Mantelspicula. Auf sehr frühen Stadien bereits liegen die Spicula ausserhalb der protoplasmatischen Zellkörper in blasigen Räumen, die mit einer hellen, wahrscheinlich gelöste Kalksubstanzen enthaltenden Flüssigkeit erfüllt sind. Ob in noch jüngeren Stadien die erste Spiculumanlage im Inneren des Zellplasmas zur Absonderung gelangt und dann erst nach aussen rückt, konnte nicht festgestellt werden. Jedenfalls wächst die junge Anlage dadurch, dass eine oder mehrere Mantelzellen die zur Vergrösserung nothwendigen kalkhaltigen Substanzen nach aussen zu zwischen ihren Plasmakörper absondern und dem jungen Spiculum auflagern.

Die chemische Beschaffenheit der Spicula ist nicht näher untersucht. Aus der leichten Lösbarkeit in Säuren (Salzsäure) haben schon Loewig und Kölliker auf die Anwesenheit von kohlensaurem Kalk geschlossen. Dieser dürfte wahrscheinlich an eine organische Grundsubstanz gebunden sein, die der Masse nach nur ausserordentlich gering sein kann. Ob in der That alle als Kalkspicula bezeichneten Gebilde im Ascidienmantel aus kohlensaurem Kalk bestehen, ist vielleicht als fraglich zu betrachten.

Bemerkenswerth ist, dass Giard nach Behandlung sternförmiger *Didemnum*-Spicula mit Essigsäure Krystalle erhielt, die einfache oder Zwillingsrhomboeder bildeten.

Die Farbe der Kalkspicula ist, wie ihr Chemismus erwarten lässt, weiss. Nur wenige Ausnahmen sind bekannt. Bei *Leptoclinum rubicandum* und *L. Jeffreysi* sind die sternförmigen Spicula gelb (Herdman); und die eigenthümlichen Spicula an den Mantelgefässen der *Pachychloena gigantea* sind nach Herdman zum Theil farblos, zum Theil und zwar besonders die grossen ebenfalls deutlich gelb gefärbt (vgl. oben p. 231).

Kieseleinlagerungen. Einlagerungen kieseliger Natur scheinen sich im Mantel der Ascidien seltener zu finden als bei Salpen. Von Loewig und Kölliker sind für *Polycyclus Renieri* Lam. weisse mit blossem Auge sichtbare „Concretionen" beschrieben und als kieselig gedeutet worden, weil sie sich in Salzsäure und Kalilauge als unlöslich erwiesen.

Die Anwesenheit von „Krystallen" im Ascidienmantel wird von mehreren Autoren bei sehr verschiedenen Formen erwähnt. Meist scheinen in älteren Schriften darunter Kalkspicula verstanden zu sein, zuweilen aber lässt sich eine solche Deutung nicht geben, und es bleibt ungewiss, welche chemische Beschaffenheit die betreffenden Ablagerungen haben. Das gilt z. B. für die von Loewig und Kölliker erwähnten Krystalle im Mantel der *Cynthia papillosa*.

Organische Ablagerungen. Es handelt sich an dieser Stelle um den Nachweis solcher organischen Ablagerungen, die sich direct in der homogenen cellulosehaltigen Grundsubstanz des Mantels und nicht in den noch thätigen und lebenden Mantelzellen selbst finden. Die Nähr- und Reservekörperchen dieser letzteren sind oben bereits (p. 226) besprochen worden. Ueber die chemische Beschaffenheit der organischen Ablagerungen ist nur sehr wenig bekannt geworden; es wurden Fettkörner und Pigmentkörperchen beschrieben.

Freie Fettkörnchen haben zuerst Loewig und Kölliker erwähnt. Sie fanden die mehr oder minder kugelähnlichen Körperchen in sehr wechselnden Grössen (0,001—0,01 mm) in der homogenen Substanz mehrerer Ascidienmäntel (*Diazona, Clavelina*). Die Art des Fettkörpers ist nicht näher bestimmt worden. Mit Rücksicht darauf, dass in neuerer Zeit bei der chemischen Analyse ganzer Mäntel verschiedene Fette nachgewiesen werden konnten (vgl. unten p. 260), liegt wohl die Annahme nahe, dass auch die freien Fettkörperchen bezüglich ihres feineren chemischen Verhaltens recht verschieden sein werden.

Was die Herkunft der freien Fettkörperchen anbelangt, so bin ich geneigt anzunehmen, dass diese niemals ein Ausscheidungsproduct der cellulosehaltigen Grundsubstanz selbst darstellen, sondern stets in den Mantelzellen zunächst vorhanden waren. Es scheint mir auch ziemlich gewiss, dass von den älteren Autoren, die häufig genug die kleinen jugendlichen Mantelzellen für Kerne oder Granulationen angesehen haben, mehrfach die oben (p. 227) schon erwähnten Fettzellen des Mantels

für Fettkörner gehalten worden sind. Sicher sind die freien Fettkörnchen zum grössten Theil abgestorbene und in Auflösung begriffene Fettzellen oder mit Reservestoffen beladene todte Mantelzellen (*Clavelina, Ciona*). In manchen Fällen mögen aber vielleicht Fettkörperchen aus den Mantelzellen in die homogene Grundsubstanz abgestossen werden und sich daselbst eine Zeit lang erhalten können.

Frei in der Cellulosegrundsubstanz des Mantels liegende Pigmentkörner und Granula sind wiederholt beschrieben worden (Giard, Loewig und Kölliker). Ich glaube, dass es sich hiermit so verhalten werde wie mit den freien Fettkörperchen, d. h. dass sie zum allergrössten Theil, vielleicht auch sämmtlich, echte Pigmentzellen, sei es im lebenden, sei es im desorganisirten Zustand, darstellen werden. Doch ist es auch hier nicht ausgeschlossen, dass Pigmentkörner in der That auch aus den Zellen ausgeschieden werden und in der cellulosehaltigen Grundsubstanz sich ansammeln können. In den Fällen, in welchen das Pigment sich in vollständig gelöstem Zustand in der homogenen Grundsubstanz findet, sodass diese homogenfarben erscheint (einige Beispiele dieses Verhaltens sind oben p. 201 angeführt worden), dürfte in der That eine Ausscheidung von Farbstoffen aus den Mantelzellen stattgefunden haben.

d. *Mantelfortsätze und Stacheln.*

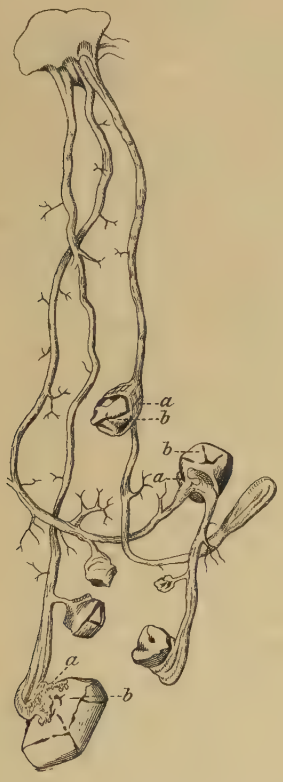
Ausser den die Befestigung der Ascidie an den verschiedensten Fremdkörpern vermittelnden Haftfortsätzen finden sich weit verbreitet auch an der freien Oberfläche sehr verschieden gestaltete Erhebungen des Cellulosemantels.

Mantelfortsätze. Im einfachsten Fall sind die Mantelfortsätze nur Erhebungen der Cellulosegrundsubstanz mit den in ihr ruhenden Mantelzellen; sie sind solid und enthalten keine Gefässe. In der Regel sind sie papillen- und fingerförmig oder tentakelartig gestaltet, oft nur ziemlich kurz, zuweilen aber von so ansehnlicher Länge, dass sie mit blossem Auge sofort auffallen. Bei *Styela mytiligera* Sav. werden die Mantelfortsätze zu mächtigen rankenförmigen Gebilden, die eine Länge von 1—2 Zoll erreichen können (O. Hertwig) und mit Trümmern von Mollusken- und Echinodermenschalen bedeckt sind. Ein sehr eigenthümliches, etwa an den Rüssel eines Acanthocephalen erinnerndes Aussehen zeigt der Mundsipho von *Molgula echinosiphonica* Lac.-Duth., denn hier finden sich sechs den Lobis entsprechende Längsreihen von je 5—6 hakenförmigen Mantelfortsätzen. Enthalten die oberflächlichen Mantelschichten Spicula, so finden sich diese auch in den Fortsätzen. Das ist bei Synascidien mehrfach zu beobachten und in Fig. 6, Taf. XIV für *Leptoclinum tonga* dargestellt worden.

Complicirter gestalten sich die Mantelfortsätze, wenn sie Gefässe führen. Nur selten (*Culeolus Moseleyi, Culeolus Wyville-Thomsoni* Herd.) sind sie dann einfache fingerförmige Erhebungen mit axialen Hohlräumen; in den meisten Fällen erscheinen sie mehr oder minder reich verzweigt

(vgl. Textfig. 41 und 42). Die Gefässe können auf den Hauptstamm des Anhanges beschränkt sein oder sich auch in die Verzweigungen des Mantelfortsatzes erstrecken (Textfig. 42). Nach Herdman sollen die Manteltentakel von *Culeolus* nur einen continuirlichen grossen centralen Blutraum führen, während Lacaze-Duthiers bei Molguliden ein capillares Doppelgefäss vorfand, dessen beide Hälften am äussersten Ende ineinander übergingen. Die Wandungen der gefässhaltigen Mantelfortsätze

Fig. 41.



Bündel von drei verzweigten Mantelfortsätzen von *Molgula (Anurella) roscovita* mit anhaftenden kleineren Steinen. (Nach Lacaze-Duthiers.) $^{300}/_{1}$.
a = Wurzelförmige Verzweigungen der Mantelfortsätze; *b* = Anhaftende Fremdkörper.

Fig. 42.

Verzweigter hohler Mantelfortsatz von *Culeolus Murrayi* Herd. (Nach Herdman.) $^{50}/_{1}$.
pz = Blutzellenansammlung; *t.k*^{1} = Tentakelfortsätze zweiter Ordnung.

zeigen über dem die Blutbahnen umschliessenden Ectodermepithel denselben Bau wie das Mantelgewebe selbst. Kleinere Unterschiede können vorkommen; so sind z. B. bei *Culeolus Murrayi* die Manteltentakel bräunlich, der Mantel selbst grau gefärbt (Herdman).

Die verzweigten Mantelfortsätze erlangen zuweilen eine verhältnissmässig sehr bedeutende Grösse bei äusserst reicher dendritischer Ver-

zweigung. Besonders auffallend ist das bei *Polycarpa comata*, deren baumförmige mit Fremdkörpern behaftete Mantelfortsätze *) mehrere Millimeter lang sein und gegen $^1/_4$ der ganzen Körperbreite betragen können (Textfig. 43). Hier erscheint dann im lebenden Thier der ganze Körper mit Ausnahme der Siphonen von einer dicken Sandkruste vollkommen eingeschlossen.

Die Bedeutung der Mantelfortsätze liegt einmal darin, dass die verschiedensten Fremdkörper sich sehr leicht an der Ascidie festheften und diese mit einem schützenden Panzer umgeben. Wie oben schon ausgeführt worden ist (p. 219), wird dadurch der Ascidie nicht nur Schutz gegen mechanische Insulte gegeben, sondern vor allem die Möglichkeit geboten, ihr Aeusseres verschiedenen anorganischen Gebilden vollkommen ähnlich zu gestalten und auf diese Weise sich vor gewissen Feinden zu verbergen und zu schützen. Den gefässführenden Mantelfortsätzen kommt überdies noch respiratorische Bedeutung zu. Die Wandungen vieler Fortsätze sind so ausserordentlich dünn (*Culcolus*), dass ein endosmotischer Gasaustausch durch die dünne Mantellage hindurch sehr wohl erfolgen kann.

Fig. 43.

Verästelter Mantelfortsatz von *Polycarpa comata* Ald. mit einigen anhaftenden Sandkörnern. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) $^5/_1$.

Mantelstacheln. Im Gegensatz zu diesen eben beschriebenen Mantelfortsätzen scheinen die Stacheln (Spinulae) der Cynthien vorwiegend, wenn nicht ausschliesslich, die Bedeutung von Schutzwaffen zu haben. Sie finden sich vornehmlich im Umkreis der beiden Körperöffnungen, besonders zahlreich und gross sind sie in der Regel in der Umgebung des Mundes. Hier trifft man sie auch auf dem vorderen Theil des eingestülpten, die Mundhöhle auskleidenden Cellulosemantels, oft so dicht gestellt, dass die Wandung wie ein grobes Reibeisen oder eine Kratzbürste erscheint. Die einzelnen Stacheln haben ihre Spitzen nach aussen gerichtet, sind in der Tiefe der Mundhöhle am kleinsten, nehmen nach aussen an Grösse zu und erreichen meist auf der Höhe des Siphos ihre grösste Länge, die mehrere Millimeter betragen kann (*Cynthia papillosa*). Auch auf der Aussenseite der Siphonen und vielfach auch über der ganzen Körperoberfläche zerstreut kommen die Stacheln vor, und ihr Bau kann dann an den verschiedenen Körperstellen ein verschiedener sein (vgl. Fig. 1, Taf. XII mit Fig. 3 und 4, Taf. XIV). Trotzdem bieten, worauf Lacaze-Duthiers (1884) zuerst hingewiesen hat, die Stacheln ein wichtiges Merkmal für die Bestimmung der Formen. Doch haben die Verschiedenheiten der Stacheln für die Diagnose nur den Werth von Speciesmerkmalen, während Gattungen sich darauf hin nicht gründen lassen. Zu bemerken ist aber, dass in der Familie der Cynthiidae nicht

*) Ich habe allerdings aus der vorliegenden Literatur nicht feststellen können, ob diese Mantelfortsätze Gefässe enthalten.

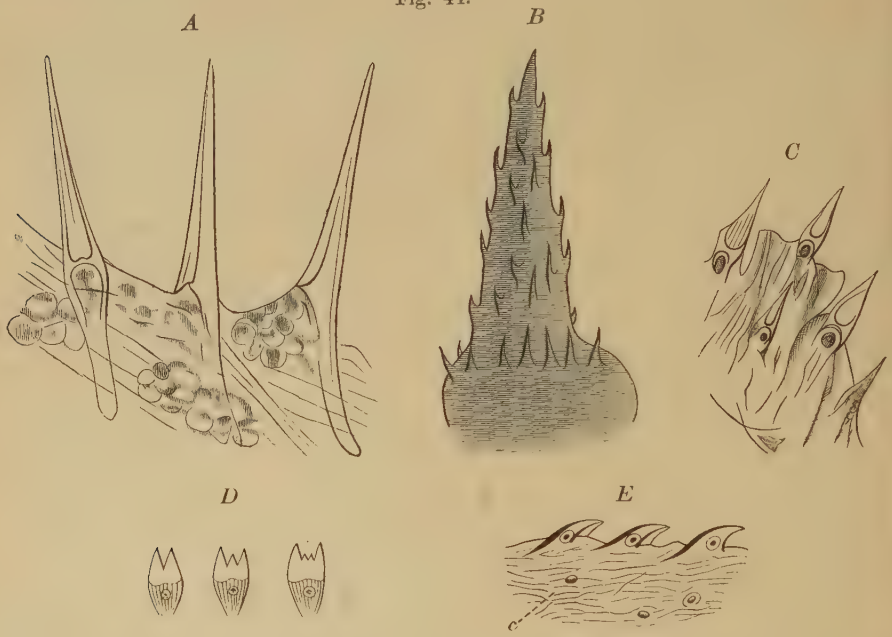
alle Formen Spinulae tragen. Bei den Gattungen *Microcosmus* und *Cynthia* scheinen sie allgemein, bei *Styela* weit verbreitet vorzukommen; bei *Styelopsis* fehlen sie und ebenso bei den meisten *Polycarpa* (*Polycarpa tenera* Lac. u. Del. besitzt Stacheln, während *Pol. comata* an der Aussenseite des Körpers verzweigte Mantelfortsätze trägt).

Die Stacheln der Cynthien unterscheiden sich von den oben beschriebenen Mantelfortsätzen dadurch, dass ihre oberflächliche Schicht nicht aus der cellulosehaltigen Grundsubstanz des Mantels besteht, sondern durch eine mehr oder minder dicke homogene Substanz gebildet wird, die der cellulosehaltigen wie eine Cuticula aufliegt. Die chemische Beschaffenheit dieser Substanz ist verschieden beurtheilt worden. Während sie die einen (Loewig und Kölliker) als hornartig bezeichnen, nennen sie die anderen (Lacaze-Duthiers und Delage) chitinös (vgl. unten p. 260). Unter dieser homogenen Schicht liegt, die Axe der Stacheln erfüllend, die fibrilläre Mantelgrundsubstanz. Nach Behandlung mit Kalilauge (nach Loewig's und Kölliker's Angaben auch mit Salzsäure) löst sich die cuticulare Lage auf und die Cellulosefibrillen treten frei hervor. Ich glaube, dass nach diesem Typus alle Cynthienstacheln im wesentlichen gebaut sein werden, nur kommt es vor, dass bei verhältnissmässig beträchtlicher Dicke der Oberflächenschicht ein grosser Theil der Stachelspitze nur von dieser gebildet wird und die fibrilläre Grundsubstanz mehr auf den basalen Theil beschränkt erscheint.

Die Gestalt der Stacheln zeigt recht bedeutende Verschiedenheiten. Im einfachsten Fall stellt der Stachel eine conische mehr oder minder langgestreckte und spitz zulaufende Erhebung über die Manteloberfläche dar. Sein cuticularer Mantel ist ganz glatt, seine Axe ist entweder gerade (*Cynthia papillosa;* Fig. 1, Taf. XII) oder, wie es häufig bei den Stacheln in der Mundhöhle vorkommt, gekrümmt, sodass das ganze Gebilde rosendornförmig erscheint (Textfig. 44 E.). Zuweilen sind die Stacheln an der Spitze gabelig gespalten, und zwischen den beiden Zacken können sich dann noch ein oder zwei kleinere erheben (*Styela variabilis* Hanc., Textfigur 44 *D*). Solche Verschiedenheiten finden sich zwischen den Stacheln eines Thieres. Manchmal ist die Stacheloberfläche nicht glatt, sondern mit Längsrinnen versehen. Diese sind entweder zahlreich vorhanden und dann schmal und seicht wie z. B. bei *Cynthia nodulosa* (Drasche), oder es findet sich nur eine breite und tiefe Rinne wie bei den 0,2 mm langen fförmigen Stacheln der Mundhöhle von *Microcosmus spinosus* (Lacaze und Delage; vgl. Textfigur 44 *A*). Diese Stacheln zeichnen sich auch dadurch aus, dass ihre vorderen Theile von axialen Höhlungen durchbohrt werden, die Oeffnungen nach aussen besitzen. Solche centrale Hohlräume sollen sich auch in den Stacheln anderer Formen vorfinden, doch bin ich im allgemeinen geneigt, anzunehmen, dass derartige Angaben oft darauf zurückzuführen sind, dass die fibrilläre Grundsubstanz, die in der Regel den Axialraum erfüllt, übersehen worden ist.

Die Stacheln können entweder der Mantelgrundsubstanz einfach aufsitzen und sogar auf besonderen warzenförmigen Erhebungen stehen, oder sie sind mehr oder weniger tief mit ihren basalen Theilen in sie eingesenkt. Bei *Styela armata* z. B. (Textfigur 44 *C*) ruht nur ein verhältnissmässig kleiner Theil des Stachels in der Grundsubstanz des Mantels, bei *Microcosmus spinosus* (Textfigur 44 *A*) erhebt sich zu-

Fig. 44.



Verschiedene Mantelstacheln von Cynthien.

A Drei Stacheln des Mundeingangs von *Microcosmus spinosus*. (Nach Lacaze und Delage.) $^{330}/_{1}$.

B. Kleiner äusserer Mundstachel von *Cynthia papillosa*. $^{100}/_{1}$.

C. Stacheln der Mundhöhle von *Styela armata*. (Nach Lacaze und Delage.) $^{330}/_{1}$.

D. Drei Stacheln von *Styela variabilis*. (Nach Lacaze und Delage.) $^{350}/_{1}$.

E. Drei junge Stacheln der Mundhöhle von *Cynthia morus*. (Nach Lacaze und Delage.) $^{400}/_{1}$. *c* = die Mundhöhle auskleidender Cellulosemantel.

weilen nur die eine Hälfte der Gesammtlänge über die Oberfläche, während die andere im Mantel steckt.

Complicirter gestalten sich die Stacheln, wenn sie mit Widerhaken besetzt sind (Textfigur 44 *B*). Diese bestehen zum grössten Theil aus der homogenen äusseren Stachelschicht, und nur in die Basis dringt die faserige Cellulosesubstanz ein. In sehr entwickelter Form trifft man diese Stacheln an der Mundöffnung bei *Cynthia papillosa* (Fig. 3 und 4, Taf. XIV), wo sie eine Länge von 3 mm erreichen und sehr reich mit aufwärts gerichteten Widerhaken versehen sind. In der Mundhöhle werden sie rasch beträchtlich kleiner, und die Zahl der Widerhaken nimmt ab;

füglich finden sich in der Tiefe der Mundhöhle nur noch winzige glatte, dornenförmige Stacheln, die einigermaassen an die von *Cynthia morus* (Textfigur 44 *E*) erinnern. Da überdies bei *Cynthia papillosa* an der Aussenseite des Körpers die oben schon erwähnten geraden kegelförmigen Stacheln vorkommen, die durch alle möglichen Zwischenformen zu den mit Widerhaken versehenen des Mundes hinüberführen, so ist diese Ascidie ein Beweis dafür, dass die verschiedenen Stachelformen keine grundverschiedene Typen, sondern nur Modificationen einer Grundform darstellen, die alle ineinander übergehen können.

Am complicirtesten ist der Bau der sternförmigen Stacheln von *Cynthia echinata*. Auf einer soliden zapfenartigen Basis steht ein mittlerer längerer und stärkerer Stachel und um diesen herum 8—12 horizontal gestellte. Die Stacheln können an ihren Spitzen gabelig gespalten und selbst wieder mit kleineren Spinulis besetzt erscheinen (Fig. 7, Taf. XIV). Diese sternförmigen Gebilde sind über die ganze Körperoberfläche vertheilt und stehen in ziemlichen Entfernungen voneinander. In den Zwischenräumen finden sich kleinere einfache und verzweigte Stacheln, sodass auch hier die complicirteste Form nicht ganz unvermittelt dasteht. Die sternförmigen Mantelstacheln sind so gross, dass sie bei der Betrachtung mit freiem Auge sofort auffallen und der Ascidie ein cactusähnliches (*Melocactus*) Aussehen verleihen.

Die Bedeutung der Stacheln als Schutzwaffen für die Ascidie liegt auf der Hand, wenigstens insoweit es sich um die grossen und kräftigen Dornen der Aussenseite handelt. Bezüglich der mikroskopisch kleinen Spinulae der Mundhöhle lässt sich die Antwort nicht ohne Vorbehalt geben. Da die Stachelspitzen nach aussen gekehrt sind, scheinen auch sie zur Vertheidigung zu dienen und namentlich grösseren Thieren, die nicht rein passiv mit dem Athmungswasser eingeführt werden, den Eingang in den Kiemendarm wehren zu sollen. Bei *Microcosmus spinosus* sind die Mundspinulae so gross und stark, dass hier in der That wohl nur recht kleine Thiere passiren können. Wo aber, wie in den meisten Fällen, die Mundstacheln nur ausserordentlich klein sind, werden sie dem Eindringen eines Feindes in der Regel nur unerheblichen Widerstand leisten. Man möchte hier vielleicht eher mit Lacaze-Duthiers und Delage daran denken, dass das Austreten kleinerer mit dem Wasserstrom eingeführter Beutethiere verhindert werden soll. Wie wenig das Stachelkleid der Mundregion im Stande ist, fremde Organismen vom Eindringen in die Ascidie abzuhalten, bewies mir das einzige Exemplar einer *Cynthia papillosa*, das ich darauf hin zu untersuchen Gelegenheit hatte. Obwohl bei dieser Form am Mundrande die grossen 3 mm langen Stacheln sitzen, fand sich doch im vorderen Kiemendarm dicht hinter dem Tentakelkranz eine Krabbe befestigt, deren Breite, die einwärts gekrümmten Extremitäten mitgerechnet, ungefähr 1 cm betrug.

Ueber die Entwicklung der Stacheln ist wenig bekannt. Lacaze-Duthiers und Delage sind der Meinung, dass die Spinulae von den

Ektodermzellen gebildet werden möchten, welche den hintersten Theil des eingestülpten, die Mundhöhle auskleidenden Cellulosemantels bedecken. Ich habe diese Zellen als eine faltenartige Wucherung des Epithels der Tentakelregion aufgefasst, während sie die beiden französischen Forscher im Anschlusse an Maurice als Theile eines allgemeinen äusseren Ektodermepithels betrachten (vgl. oben p. 213). Ein jeder Stachel soll in der Regel durch Umbildung einer Ektodermzelle entstehen, wie der an der Basis häufig noch nachweisbare Kern erweise (Textfigur 44 *C, D, E*).

e. *Mantelgefässe.*

Bei überaus zahlreichen Ascidien wird der Cellulosemantel von Gefässen durchsetzt. Die Mantelgefässe sind im wesentlichen röhrenförmige Ausstülpungen des ektodermalen Hautepithels, umschliessen also Fortsetzungen der primären Leibeshöhle und führen Blut. Savigny hat bereits 1816 bei mehreren Cormascidien (*Diazona, Botryllus*) die primitivsten Mantelgefässe als solche richtig erkannt, und Loewig und Kölliker (1846) waren im Unrecht, wenn sie gegen diese Deutung Widerspruch erhoben und jene Gebilde im Gegensatze zu denen des *Phallusia*-Mantels nicht als Gefässe, sondern nur als „Fortsetzungen der Fleischtheile der Zooide" gelten lassen wollten. Es muss allerdings auf den ersten Blick dem, der von den verwickelten Verhältnissen der Vertebraten auszugehen gewohnt ist, befremdlich erscheinen, dass das Blut der Ascidien zum Theil in solchen Gefässen circuliren könne, deren Innenwandungen direct und ausschliesslich vom Ektodermepithel gebildet werden.

Mantelgefässe finden sich in allen grösseren Gruppen der Ascidien bei fast allen Gattungen und zahlreichen Arten. In den Diagnosen dieser letzteren fehlen allerdings sehr häufig Angaben über das Vorkommen oder den Mangel von diesen Organen, wie man denn überhaupt, meines Erachtens mit Unrecht, den Bau des Mantels als systematisches Merkmal zu wenig berücksichtigt hat. Immerhin sind doch einige Fälle bekannt geworden, in denen sich verschiedene Species einer Gattung und sogar verschiedene Individuen derselben Art bezüglich der Gefässe verschieden verhalten sollen. So haben Lacaze-Duthiers und Delage, wie sie ausdrücklich betonen, bei *Polycarpa varians* keine Mantelgefässe aufzufinden vermocht, während Heller für dieselbe Form berichtet, dass der Mantel von allerdings „nur wenigen Gefässramificationen" durchsetzt werde.

Der Bau der Mantelgefässe zeigt bei verschiedenen Formen recht bedeutende Unterschiede.

Im einfachsten Falle sind, wie oben schon angedeutet worden ist, die Gefässe lediglich schlauchförmige oft mehrfach verzweigte Ausstülpungen des Ektodermepithels und wie dieses durchaus einschichtig. Die Form und Weite des Lumens wechseln oft im Verlaufe eines Gefässes; vorherrschend ist aber der Querschnitt kreisähnlich. Die Weite des Gefässes ist in der Regel nahe an der Wurzel am bedeutendsten, und die ent-

fernteren Aeste werden gewöhnlich immer feiner; nur die blinden Enden der letzten Verzweigungen sind meist ein wenig kolbenförmig angeschwollen. Bei *Botryllus* sind diese terminalen Enden zu ausserordentlich grossen Blasen erweitert, deren Lumen die weitesten Gefässe des Mantels um ein Vielfaches übertrifft (vgl. 1 und 2, Taf. XI). Diese blasigen Gefässendigungen sind oft mit Blutzellen dicht angefüllt, und von hier aus erfolgt vornehmlich die Ernährung des Mantelgewebes und die Auswanderung der Mesenchymzellen. Die einschichtige ektodermale Gefässwandung zeigt verschiedene Dicke. Zuweilen sind die Zellen cylindrisch, und dann steht die Wanddicke dem Durchmesser des Gefässlumens nur wenig nach. Meist sind die Zellen mehr oder minder abgeflacht (Fig. 5 u. 6, Taf. XI) und erscheinen bei Flächenansicht in polygonalen Umrissen (Fig. 7), sodass die Gefässwand endothelartig aussieht.

Complicirter gestaltet sich der Bau der Mantelgefässe bei zahlreichen Synascidien, wenn innerhalb der ektodermalen Gefässwand Mesenchymzellen sich fixiren. Diese sammeln sich nach und nach an und werden zu Muskelzellen, deren Fibrillen in der Richtung des Gefässes ziehen. So entsteht also im ursprünglichen Mantelgefäss eine Art Hohl-Längsmuskel, in dessen Axe sich der Blutstrom bewegt. Die Fibrillen bilden wohl, zunächst wenigstens, keine vollständige Schicht, durch welche das Blut an allen Stellen von der directen Bespülung der äusseren Ektodermwand gehindert würde, sondern die Muskelschicht scheint verschiedene Lückenräume zu besitzen, durch welche die Blutzellen hindurchtreten können. Mehrfach verjüngt sich das distale Ende des Hohlmuskels so beträchtlich, dass in seinem Inneren für Blutzellen kein Raum mehr bleibt, und auch im proximalen Abschnitt nimmt die Zahl und Dicke der Fibrillen im Alter oft so stark zu, dass der centrale Hohlraum fast vollkommen schwindet und die ursprüngliche Bedeutung als Mantelgefäss verloren geht (*Didemnum*, *Diplosoma*). Ueber den Bau und die Bedeutung dieser Muskeln werden in einem folgenden Kapitel nähere Angaben gemacht werden; hier soll nur erwähnt werden, dass sie wahrscheinlich als Retractoren dienen, die die Tendenz haben, das Thier in die Tiefe des gemeinsamen Cellulosemantels zurückzuziehen (vgl. auch weiter unten p. 250). Noch mehr ausgebildet als bei den Synascidien zeigen sich derartige Mantelgefässe unter den Nectascidien bei den Pyrosomen. Uebrigens sind die muskulösen Mantelgefässe der Synascidien in ihrem Vorkommen durchaus nicht constant. Bei verschiedenen Individuen eines Stockes können sie vorkommen oder fehlen, und auf diese Weise erklären sich manche controverse Angaben. Bei *Didemnum lobatum* habe ich mich selbst davon überzeugt, und ich glaube, dass es bei *Diplosoma Listeri* ebenso sein werde, bei dem Lahille eine muskulöse vom Ektodermepithel umschlossene Ausstülpung beobachtete, während Salensky nur strangförmige Fortsätze der Mantelsubstanz feststellen konnte (vgl. oben p. 185). Bei *Diplosoma* scheinen aber diese Muskelstränge stets nur so zart und dünn zu sein, dass sie überhaupt kein Blut mehr führen.

Im Gegensatze zu diesen einfachen Gefässen stehen die Doppelgefässe des Mantels, die bei den Monascidien ganz allgemein verbreitet sind. In den beiden Theilen des Doppelgefässes bewegt sich das Blut stets in entgegengesetzter Richtung; functionirt die eine Gefässröhre, indem sie das Blut in den Körper zurückführt, gerade als Vene, so ist die andere Arterie. Beim Wechsel des Herzschlages kehrt sich auch dieses Verhältniss um. Dass im Ascidienmantel meist zwei dicht nebeneinander verlaufende Gefässe vorkommen, ergab sich schon aus der Darstellung Loewig's und Kölliker's, wurde später aber von Schacht mit Unrecht bezweifelt. O. Hertwig hat dann 1872 eine eingehende Beschreibung des Circulationsapparates im Mantel namentlich der *Phallusia mammillata* gegeben und das Vorkommen von Doppelgefässen bestätigt. Nach seinen Untersuchungen entstehen diese dadurch, dass mesodermales Bindegewebe in das einheitliche vom Ektodermepithel gebildete Gefässrohr einwuchert und, indem es eine Scheidewand bildet, das Lumen in zwei Theile zerlegt. Während nach Kölliker die feinen Gefässendigungen in der äussersten Mantelschicht unter Bildung kolbenförmiger Erweiterungen schlingenförmig ineinander übergehen sollten, hört nach O. Hertwig die mesodermale Scheidewand vor den kolbigen Enden auf, sodass in diesen der Blutstrom umkehren kann.

Ich finde die Verhältnisse bei *Phallusia mammillata* etwas anders. Die Gefässe zeigen hier an verschiedenen Stellen ihres Verlaufes beträchtliche Unterschiede des Baues. Die kleineren Gefässäste, die namentlich reich in den oberflächlichen Mantelschichten sich finden, doch auch in den tieferen nicht ganz fehlen, sind viel einfacher gebaut als die grossen Hauptstämme, die vorwiegend in der Tiefe verlaufen. Diese kleineren und jüngeren Gefässäste geben gleichzeitig eine klare Vorstellung über die Entstehung der Doppelgefässe selbst. Im Querschnitt erscheinen sie 8förmig (Fig. 6, Taf. XIII), und es zeigt sich, dass die Wandung lediglich aus etwas abgeflachten Ektodermzellen besteht. Im Gefässlumen finden sich neben frei beweglichen Blutzellen einige an der Ektodermwand fixirte Mesenchymzellen; doch sind beide Arten Mesodermelemente in den Präparaten nicht scharf zu unterscheiden, da die letzteren aus den ersteren hervorgehen und Blutzellen sich auch nur vorübergehend fixiren können, bis sie nach einiger Zeit wieder vom Blutstrom weiter geführt werden. Eine continuirliche innere Mesenchymschicht fehlt hier in den feineren Doppelgefässen stets. Die Querschnitte lassen darüber keinen Zweifel bestehen, dass das Doppelgefäss sich aus einem einfachen entwickelte, indem die Wandung zwei einander gegenüberliegende, der Länge nach verlaufende rinnenförmige Einstülpungen bildete. Die Einstülpungen schreiten so weit vor, bis sie sich in der Mitte begegnen und das Gefässlumen in zwei getrennte Theile zerlegen; zuweilen erfolgt in der Mittellinie eine vollkommene Verwachsung der eingestülpten Theile. Bei *Phallusia* sah ich nur an wenigen Stellen die rinnenförmigen Einschnürungen sich weiter entwickeln und zu einer vollständigen Trennung der beiden

Hälften führen, sodass im Durchschnitt zwei völlig gesonderte dicht nebeneinander liegende Gefässe erscheinen.

In den etwas grösseren Gefässstämmen wird die Zahl der an der Ektodermwand fixirten Mesenchymzellen allmählich eine grössere, doch scheint eine continuirliche Mesodermschicht über weitere Strecken zunächst noch nirgend zu bestehen. Während hier noch die Mesenchymzellen gegenüber den Blutzellen keinen bestimmten eigenartigen histologischen Charakter zeigen, erscheinen sie in den Hauptstämmen specifisch differenzirt, indem sie die sog. Spiralfasern entwickeln. Ich sah die Fasern nur in Form von unregelmässigen schräg verlaufenden Bogen sich etwa über die Hälfte eines jeden Theils des Doppelgefässes erstrecken (Fig. 7 und 8, Taf. XIII). Sie finden sich, ausgenommen die Regionen der Gabelungsstellen, fast nur an den einander abgewendeten Seiten der Doppelgefässe. O. Hertwig hat diese Fasern als muskulös gedeutet, und ihre Contractionen könnten wohl, wenn sie in bestimmter Gesetzmässigkeit erfolgten, für die Fortbewegung des Blutstromes von grosser Bedeutung sein. Es ist mir nicht bekannt geworden, dass derartige Contractionen thatsächlich beobachtet worden wären, und es ist daher nicht ausgeschlossen, dass die Fasern nur die Bedeutung eines Stützgewebes für die dünnen Epithelwände der grossen Gefässe haben. Schon Schacht hat diese Gefässfasern der Ascidien den Spiralfasern in den Tracheen der Insecten verglichen.

Zahlreichen Ascidien fehlen solche Fasern durchaus (z. B. *Cynthia microcosmus* Cuv.), und die Mantelgefässe weisen dann also nur ein solches Stadium der Ausbildung auf, wie es die kleineren und mittelgrossen Stämme im *Phallusia*-Mantel repräsentiren.

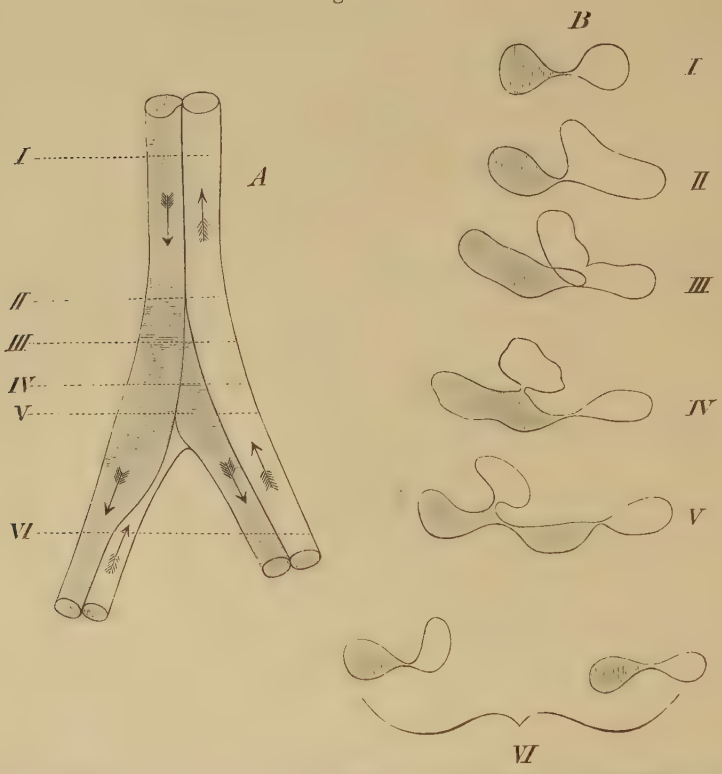
Eine besondere Besprechung erfordern noch die Art und Weise der Gabelung der Doppelgefässe und die feinsten nahe der Manteloberfläche gelegenen terminalen Endigungen.

Nach der Darstellung O. Hertwig's würde sich an den Gabelungsstellen das Bindegewebsseptum, welches das ursprünglich einheitliche Blutgefäss in ein Doppelgefäss zerlegen soll, spalten und in jeden der beiden Gabelstämme fortsetzen, um auch diese in Doppelgefässe zu verwandeln. Die Ebene, in welcher die dichotomische Theilung erfolgt und die Ebene, in welcher die Trennungslamelle des Hauptstammes liegt, haben, wie Hertwig betont, keine willkürliche Lage, sondern halten beide dieselbe Richtung ein. Es wäre aber schwer verständlich, wie bei einer derartigen einfachen Spaltung und Gabelung des Septums in jeden Gabelast beide Blutströme des Doppelgefässes eindringen könnten. Ueberdies erweist sich Hertwig's Beschreibung schon deshalb als unzutreffend, weil bei *Phallusia,* wie oben bereits auseinander gesetzt wurde, das Doppelgefäss in einer anderen Weise gebaut ist, als Hertwig angenommen hatte.

Aus der umstehenden Textfigur 45 lässt sich leicht das wahre Verhalten der Gabelungsstellen der Mantelgefässe bei *Phallusia* erkennen. Im einzelnen zeigen sich allerdings an verschiedenen Stellen ziemlich beträchtliche Unterschiede, im wesentlichen ist aber doch das Verhalten

überall das gleiche. Es findet nicht etwa eine Spaltung eines trennenden Septums, das in der von Hertwig angenommenen Form überhaupt nicht vorkommt, statt, sondern jede Hälfte des Doppelgefässes gabelt sich selbständig, und je zwei Gabeläste mit entgegengesetzten Blutströmen vereinigen sich wieder zu einem Doppelgefäss (vgl. die Schnittserie I—VI in Textfigur 45 *B*).

Fig. 45.

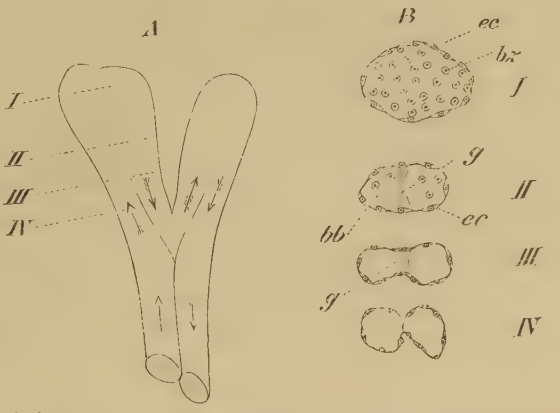


Die Gabelungsstelle eines Hauptstammes des Mantelgefässsystems von *Phallusia mammillata*. *A* Die Gabelungsregion in Flächenansicht c. $^{30}/_{1}$. *B* Eine Serie von 6 Schnitten durch eine ähnliche Gefässverzweigung, etwas stärker vergrössert. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstromes in den Hälften der Doppelgefässe an; die arteriellen Bahnen sind schraffirt. Die Stellen, welchen die 6 Querschnitte I—VI Fig. *B* entnommen sind, sind in Fig. *A* durch die gleichen Zahlen bezeichnet.

Die terminalen der Manteloberfläche nahe liegenden Gefässendigungen sind bei *Phallusia* nicht immer einfach kolbenförmig erweitert, sondern häufig mehr oder minder unregelmässig gelappt und mit theilweise pigmentirten Blutzellen oft dicht erfüllt. Kölliker sah in diesen kolbenförmigen Erweiterungen die schlingenförmigen Uebergänge je zwei benachbarter zu einem Doppelgefäss verbundener Blutbahnen, in denen die Flüssigkeit in entgegengesetzten Richtungen strömt. Nach Hertwig stellt dagegen die kolbenförmige Erweiterung immer nur das Ende eines

Gefässes dar, und der Uebergang des zuführenden Blutstroms in den abführenden „erfolgt schon etwas früher, derart, dass die Zwischenwand des Doppelgefässes plötzlich verschwindet und so aus dem doppelten ein einfaches Gefäss entsteht, welches an seinem Ende kolbig anschwillt". Beide Darstellungen enthalten manches richtige, denn die terminalen Aeste des Mantelgefässsystems vermitteln in der That den Uebergang des Blutstromes aus dem einen Theile des Doppelgefässes in den anderen, stellen aber auch gleichzeitig in ihren Endkolben einfache Gefässe dar, die directe Fortsetzungen von Doppelgefässen sind. Im einzelnen aber erweist sich das wahre Verhalten der Endkolben etwas anders, als es die früheren Autoren dargestellt haben.

Fig. 46.



Terminale Gefässverzweigung im Mantel von *Phallusia mammillata*. $^{250}/_{1}$.
A Gefässendigung bei Flächenansicht. *B* Serie von 4 (I—IV) Schnitten durch ein terminales Gefässästchen. In Fig. *A* sind die betreffenden Stellen, durch welche die Schnitte geführt wurden, mit den gleichen Zahlen bezeichnet. Die Pfeile zeigen die Richtungen des Blutstromes an.
bb = Blutbahn; *bz* = Blutzellen; *ec* = ektodermale Gefässwandung; *g* = Gallertseptum zwischen den Blutbahnen.

Da, wo die äussersten Endzweige des Gefässsystems eine gewisse Länge erreicht haben (Textfigur 46 *A*), zeigen sie an ihrer Basis, dicht über der letzten Gabelungsstelle, bereits den typischen Bau der kleinen Doppelgefässe (Textfigur 46 *B* IV). Die Art der Gabelung ist hier im wesentlichen die gleiche wie die oben für die grossen Stämme beschriebene, d. h. es treten in jeden Endzweig Fortsetzungen aus beiden Hälften des Doppelgefässes ein. Im Endkolben verwandelt sich das Doppelgefäss dadurch in ein einfaches, dass die tiefen rinnenförmigen Einkerbungen der ektodermalen Gefässwandung sich allmählich vollkommen abflachen (*B* III—I). Auch da, wo bereits die Abflachung erfolgt ist, bestehen zuweilen noch beide Blutbahnen gesondert, indem ein weiches Gallertseptum (*g* Textfigur 46 *B*, II und III) den ein- und ausfliessenden Strom trennt.

Bei weiterem Längenwachsthum der Endzweige schreitet auch die Umbildung des einfachen Endgefässes zu einem Doppelgefäss von der Basis aus nach dem distalen Ende immer weiter vor. Hat der Endzweig eine gewisse Länge erreicht, so beginnt auch er an seiner Spitze sich zu gabeln. Oft zeigen sich die Andeutungen dieser Gabelung schon sehr früh in noch kleinen Terminalkolben.

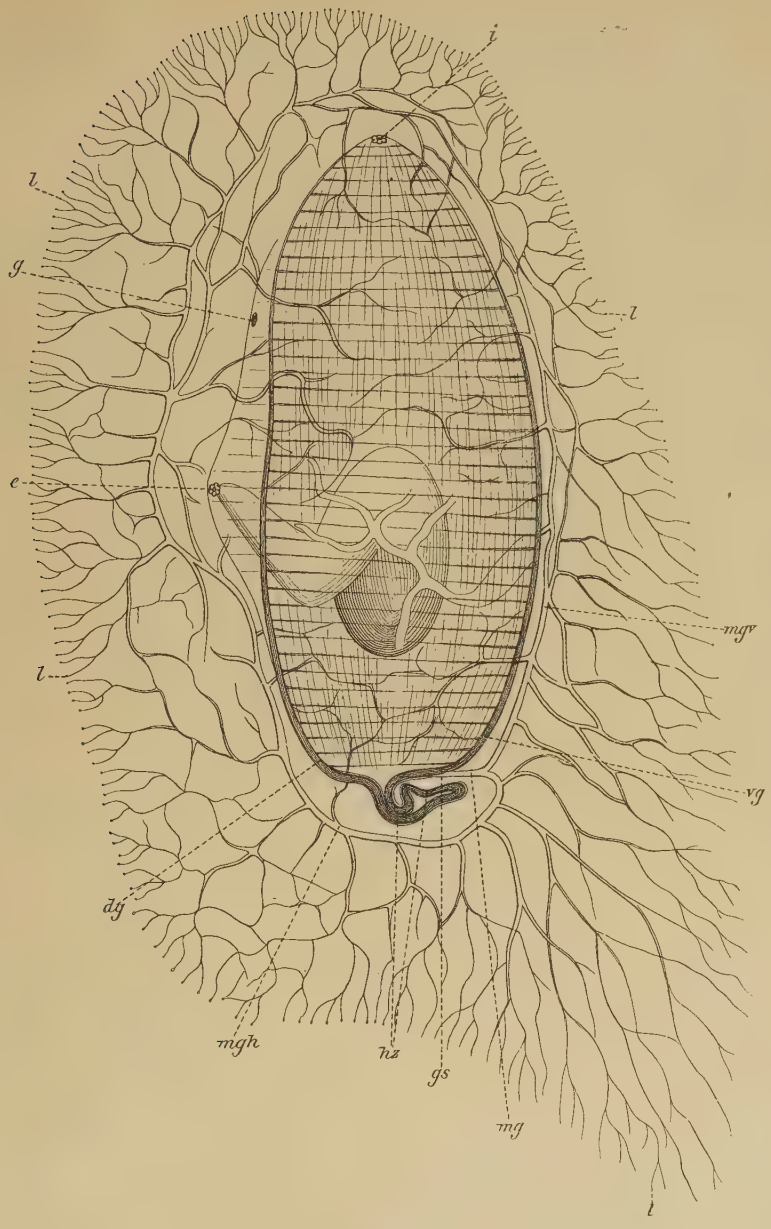
Wenn auch dies eben beschriebene Verhalten der terminalen Gefässramificationen als typisches gelten kann, so fehlt es doch andrerseits nicht an recht auffallenden Abweichungen. Hin und wieder gabelt sich ein Doppelgefäss in der Weise, dass jeder Endspross nur eine der beiden Hälften, also ein einfaches Gefäss, das aber ebenfalls kolbenförmig endigen kann, erhält. Recht häufig unterscheiden sich die beiden Terminaläste durch sehr verschiedene Länge und Weite. Zuweilen erfolgt nicht nur eine Bifurcation, sondern eine Spaltung in 3 oder auch 4 Endzweige.

Der Verlauf der Doppelgefässe im Mantel bietet bei den verschiedenen Formen recht erhebliche Unterschiede und kann hier nicht in seinen Einzelheiten verfolgt werden. Am häufigsten entspringen, wie es scheint, alle Gefässe des Mantels aus einem mächtigen Doppelgefäss, das an der Ventralseite des Thieres hinter dem Endostylende seinen Ursprung nimmt (*gs* Textfigur 47). Bald nach seinem Eintritt in den Cellulosemantel spaltet sich dieser Hauptstamm in zwei mächtige Doppelgefässe, von denen das eine nach vorn, das andere nach hinten verläuft. Das hintere umwächst das Hinterende und begibt sich auf der Rückenseite wieder nach vorn zu. Beide Doppelgefässe lösen sich unter dendritischen Verzweigungen allmählich in immer feinere Aeste auf. Diese steigen vorwiegend in die oberflächlichen Mantelschichten empor, um hier nach neuen Verzweigungen mit kolbenförmigen Erweiterungen zu endigen (Fig. 1, Taf. XIII).

Bei den Molguliden tritt nach Lacaze-Duthiers' Beobachtungen (1874) nicht nur ein Hauptstamm in den Mantel ein, sondern es entspringt auf jeder Seite ein Doppelgefäss, um sich unter vielfachen Verzweigungen rechts und links im Mantel zu vertheilen. Auffallend ist hier auch, dass die Mantelgefässe der rechten Seite viel stärker entwickelt sind und viel reichere Verzweigungen aufweisen als die der linken. Die linksseitigen Mantelgefässe lassen sich daher auch nicht so leicht injiciren wie die der rechten Seite.

Dass einzelne oder zahlreichere feinere Gefässstämmchen sich nachträglich miteinander verbinden und so stellenweise ein wirkliches Netzwerk bilden, kommt bei reicher Gefässverzweigung wohl überall vor. Zuweilen aber sind die Anastomosen zwischen den feinen capillaren Blutgefässen so überaus reich vorhanden, dass Bildungen entstehen, die lebhaft an die Capillarnetze der Vertebraten erinnern, obwohl es sich im Ascidienmantel lediglich um Anastomosen des vom ektodermalen Hautepithel ausgestülpten Röhrensystems handelt. Fig. 3, Taf. XIII zeigt

Fig. 47.



Gefässverlauf (im besonderen der Mantelgefässe) von *Ascidia reptans* Heil. bei Ansicht des Thieres von rechts. (Nach Heller.) Circa $^9/_1$.

dg = Dorsalgefäss; *e* = Egestionsöffnung; *g* Ganglion; *gs* Gabelungsstelle in das Hauptgefäss des Mantels und das Ventralgefäss; *hz* = Herzschlauch; *i* = Ingestionsöffnung; *l* = Kolbenförmige Endigungen der Mantelgefässe; *mg* = Hauptstamm der Mantelgefässe; *mgh* = Hinterer Stamm; *mgv* = Vorderer Stamm der Mantelgefässe; *vg* = Ventral- oder Hypobranchialgefäss.

eine solche Wundernetz ähnliche Gefässverzweigung im Mantel der *Polycarpa viridis* Herd. Aehnliche, wenn auch vielleicht nicht so reiche und dichte Gefässnetze finden sich bei *Polycarpa pneumon* (Sluiter) und zuweilen auch im Stielfortsatz mancher gestielten Formen (*Culeolus Murrayi* Herd.).

Die Bedeutung der Mantelgefässe liegt zunächst darin, dass sie die Ernährung des Mantelgewebes vermitteln. Wenn es richtig ist, dass die Nahrungsstoffe nicht in der Blutflüssigkeit, sondern vorwiegend in den Blutzellen abgelagert sind, so wird gerade diesen durch die alle Theile des Mantels durchsetzenden Blutbahnen Gelegenheit geboten, auf den kürzesten Wegen auszuwandern und zu Mantelzellen zu werden oder die in ihnen suspendirten Nährstoffe an den verschiedensten Stellen des Mantels zunächst an die Ektodermelemente der Gefässwandungen abzugeben. In jedem Falle wird durch die Mantelgefässe eine raschere Vertheilung der ernährenden Substanzen an das Cellulosegewebe ermöglicht.

Den weitverzweigten und an der Manteloberfläche mit feinwandigen Kolben endigenden Gefässen kommt aber, worauf besonders Herdman (1884) Nachdruck gelegt hat, gleichzeitig auch respiratorische Bedeutung zu. Wenn auch die Gewebsschicht, die in den Kiemen der Ascidien die Blutflüssigkeit und das Athmungswasser trennt, meist beträchtlich dünner und zarter ist als die Mantelschicht, die noch über den terminalen Bluträumen liegt, so darf doch, wie ich mit Herdman annehme, die Bedeutung der „Hautathmung" bei diesen Ascidien nicht unterschätzt werden. Da, wo die Mantelgefässe, wie z. B. bei Molguliden, in feine, weit über die Oberfläche erhobene faden- oder rankenförmige Fortsetzungen sich hinein erstrecken, oder in das Innere von Manteltentakeln eindringen (*Culeolus*), wird die Hautrespiration besonders leicht vor sich gehen können.

Die beschriebenen muskulösen Mantelgefässe der Synascidien nehmen gewöhnlich nahe dem hinteren Körperende oder am Hinterende des Thorax ihren Ursprung und erstrecken sich stets gegen die Stockbasis zu in die Tiefe des gemeinsamen Cellulosemantels hinein. Dort sind natürlich die Bedingungen für eine respiratorische Thätigkeit äusserst ungünstig, denn die Mantelgefässe sind nach allen Seiten hin durch eine dicke Celluloseschicht vom umgebenden Medium getrennt. So sehen wir denn auch (vgl. oben p. 243), wie selbst das Gefässlumen in diesen Gebilden allmählich immer mehr schwindet und nur so weit erhalten bleibt, als es zur Ernährung des Muskels nothwendig zu sein scheint. Die Bedeutung als Mantelgefäss tritt endlich ganz in den Hintergrund, und nur der Hohlmuskel scheint als Retractor des Körpers zu functioniren.

3. Die chemische Beschaffenheit des Cellulosemantels.

a. *Die Cellulose im Ascidienmantel.*

Chemische Beschaffenheit der Cellulose des Mantels. Das wichtigste Moment im Chemismus des Ascidienmantels bildet das Vorkommen von Cellulose. C. Schmidt hatte zuerst 1845 diesen Nachweis bei der Untersuchung der Mäntel von *Phallusia mammillata* erbracht. Nach successiver Behandlung der Mäntel mit Wasser, Alkohol, Aether, verdünnten Säuren und Alkalien fand er alle protoplasmatischen Theile, die Bindegewebszellen, Mantelgefässe u. s. w. aufgelöst und nur das farblose Mantelgewebe der grossen kugelrunden Zellen unverändert. Dieses veränderte sich auch nicht weiter in schwacher Salpeter-, Salz-, Essigsäure oder Kalilösung; nach mehrstündigem Sieden in schwacher Salpetersäure war es vollständig klar und durchsichtig. In concentrirter Schwefelsäure oder rauchender Salpetersäure zerfloss es langsam zu einer farblosen Flüssigkeit, die nicht weiter untersucht wurde. Das bei jener Behandlung durchsichtig gewordene Mantelgewebe erwies sich stickstofffrei, blieb im Wasser von 200° C. unverändert, verkohlte, in der Glasröhre erhitzt, mit vollständiger Beibehaltung der Form unter Geruch des verkohlenden Pflanzenzellgewebes, verglomm aber an der Luft rasch und vollständig. Die quantitative Analyse ergab für diese stickstofffreie Substanz (in 100 Theilen des aschenfreien Gewebes):

Kohlenstoff = 45,38 %
Wasserstoff = 6,47 % } 100 %.
Sauerstoff = 48,15 %

Das ist auch die chemische Zusammensetzung der Cellulose in den Zellmembranen der Pflanzen.

Eine Anzahl späterer Untersuchungen beschäftigte sich im besonderen mit der genaueren quantitativen Analyse der thierischen Cellulose im Ascidienmantel und deren Uebereinstimmung oder Verschiedenheit mit der pflanzlichen Cellulose. Schon das folgende Jahr brachte die im wesentlichen Schmidt's Angaben bestätigenden Befunde von Loewig-Kölliker und Payen. Loewig und Kölliker untersuchten besonders eingehend die Mäntel von *Phallusia mammillata* und *Cynthia papillosa*. In einer etwas modificirten Weise versuchten sie die Reingewinnung der stickstofffreien Grundsubstanz. Nach dem Kochen in verschiedenen Agentien fanden sie, sowie Schmidt, alle Farbstoffe vollständig geschwunden und die Mäntel glasartig durchsichtig; nur der *Cynthien*-Mantel, der seine gelbe Farbe ebenfalls verloren hatte, wurde ziemlich opak und kreideweiss. Für die Zusammensetzung der reinen Cellulose erhielten sie die folgenden Zahlen:

	Phallusia mammillata	*Cynthia papillosa*
Kohlenstoff	43,40 %	43,20 %
Wasserstoff	5,68 %	6,16 %
Sauerstoff	51,32 %	50,64 %

Payen prüfte die Mäntel von *Ciona intestinalis* und fand nach Entfernung aller stickstoffhaltigen Massen die folgende Zusammensetzung der Cellulose:

Kohlenstoff = 44,5 %
Wasserstoff = 6,4 %
Sauerstoff = 49,1 %
} 100 %.

Diese Zahlen ergaben also eine noch weitgehendere Uebereinstimmung mit der pflanzlichen Cellulose als die früheren, und schienen die Identität der stickstofffreien Verbindung in den beiden organischen Reichen zu erweisen. Dafür sprach auch noch das folgende Verhalten. Die getrockneten Mäntel blieben in concentrirter Salpetersäure unversehrt, färbten sich in alkoholischer Jodlösung schwach gelb und erhielten, mit Schwefelsäure betupft, violette Flecke. In concentrirter Schwefelsäure lösten sie sich zu einer schleimigen, dextrinartigen Masse.

Die chemische Zusammensetzung der thierischen Cellulose wurde noch zu wiederholten Malen nachuntersucht. Berthelot (1858) experimentirte mit *Cynthia papillosa,* Schäfer (1871) mit *Phallusia mammillata* und gleichzeitig mit Salpen und Pyrosomen, Schütze (1889) ebenfalls mit *Phallusia mammillata.* Sie alle finden Zahlen, die mit den früher gewonnenen durchaus übereinstimmen, wie aus der nachfolgenden Tabelle zu entnehmen ist.

100 Theile der Ascidien-Cellulose bestehen aus:

	Kohlenstoff	Wasserstoff	Sauerstoff
Berthelot	44,6	6,1	
Schäfer	44,09	6,30	49,61
Schütze	43,47	6,25	

Darnach hat man wohl mit Recht für die Cellulose im Ascidienmantel die Formel gebraucht $C_6H_{10}O_5$, die rein theoretisch betrachtet eine Zusammensetzung in folgendem Procentsatz verlangt: C = 44,4; H = 6,2.

Obwohl Berthelot bei der Analyse Zahlen gefunden hatte, die — wie aus der eben mitgetheilten Tabelle zu entnehmen ist — den theoretischen Forderungen sich in bester Weise nähern, stellt er doch, im Gegensatze zu allen anderen Forschern, die sich bis dahin mit dem Chemismus der Ascidienmäntel beschäftigt hatten, die Ansicht auf, dass die Ascidien-Cellulose von der pflanzlichen in Bezug auf physikalische Eigenschaften, Structur und chemischen Charakter wesentlich verschieden sei. Er nennt sie deshalb auch nicht Cellulose, sondern erfindet den Namen Tunicin, der in den neuesten thierchemischen Schriften mit Vorliebe verwendet erscheint, auch da, wo an der Identität beider Substanzen nicht gezweifelt wird.

Berthelot hat zur Reingewinnung des Tunicins ein besonderes Verfahren eingeschlagen. Die Mäntel wurden einige Stunden in concentrirter Salzsäure gekocht, dann mit 32 % kochender Kalilauge behandelt. Letztere wurde durch Decantiren entfernt und die unlösliche Substanz so lange mit destillirtem Wasser gewaschen, bis sich keine alkalische Reaction mehr zeigte, und endlich getrocknet. Es scheint aber, dass diese Agentien zu stark wirken und zum Theil das Tunicin selbst zerstören, denn Winterstein (1893) erhielt auf diesem Wege aus 100 Gramm getrockneter Mantelsubstanz nur 4 Gramm Tunicin, während in Wirklichkeit die Menge weit grösser sein müsste (vgl. weiter unten p. 259). Daher scheint es angezeigter, bei der Reindarstellung des Tunicins die getrockneten Mäntel zu pulverisiren und mit schwächeren Lösungen zu behandeln. So gewinnt man das Tunicin gleich als eine weisse, fast aschenfreie Substanz, erhält aber freilich nicht das schöne Stadium, in welchem nach Behandlung der ganzen Mäntel mit kochenden Agentien Gestalt und Form fast unverändert erhalten bleiben und die ganze Substanz durchsichtig wie Glas erscheint.

Das reine Tunicin*) ist im getrockneten Zustande eine farblose, weiss durchscheinende, aber nicht, wie Berthelot angab, hornartige Masse. Seine Eigenschaften sind in neuerer Zeit von zahlreichen Thierchemikern geprüft und — im Gegensatze zu Berthelot's Auffassung — mit denen der Pflanzencellulose vollständig übereinstimmend befunden worden. Diese Uebereinstimmung bezieht sich ausser auf die oben bereits erörterte chemische Zusammensetzung noch auf folgende Momente.

Die Thiercellulose gibt mit Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod die charakteristische Blau- oder Violettfärbung. Sie ist unlöslich in verdünnten Säuren und Alkalien und wird in einem Gemisch von Kaliumchlorat und Salzsäure bei darauffolgender Behandlung mit warmem verdünntem Ammoniak nicht aufgelöst. Sie löst sich dagegen in einem Gemisch von Zinkchlorid und Salzsäure (Winterstein). Sie ist löslich in Kupferoxydammoniak und kann aus dieser Lösung durch Säuren wieder als flockiger Niederschlag, der dem Thonerdehydrat ähnlich sieht, gefällt werden. Dieser Niederschlag ist in seinem physikalischen Verhalten der ursprünglichen Substanz ganz unähnlich, löst sich, nachdem er ausgewaschen und getrocknet worden ist, beim Kochen mit sehr verdünnter Salzsäure und zeigt mit Jod und Chlorzink behandelt noch die Reaction der Pflanzencellulose (Schäfer).

So wie bei der pflanzlichen Cellulose gelingt mit Tunicin die Umwandlung in Pyroxylin durch den Nitrirungsprocess. Die Mäntel, die in kalt rauchender Salpetersäure behandelt, in Wasser ausgewaschen und über Schwefelsäure vollständig getrocknet wurden, bewahren zwar ihre Gestalt, sind aber sehr leicht zu zerbröckeln. Die nitrirte Substanz ver-

*) Es ist besonders bemerkenswerth, dass Berthelot das Tunicin bei verschiedenen Arten und sogar bei verschiedenen Individuen und auf verschiedenen Lebensaltern derselben Species etwas variabel findet.

pufft beim Erhitzen auf dem Platinblech wie Schiessbaumwolle, und es scheint das Nitroproduct der Nitrocellulose vollkommen zu gleichen (Schäfer, Winterstein). Die nitrirten Ascidienmäntel lösen sich in Aetherweingeist klar auf. Diese Lösung hinterlässt, wenn sie auf dem Uhrglas verdunstet, dem Collodion ähnlich eine dünne, durchsichtige und leicht ablösbare Haut (Schäfer).

Bei Behandlung mit Aetzkali von 180° C. verhält sich das Tunicin ganz übereinstimmend mit pflanzlicher Cellulose (Hoppe-Seyler).

In kochender Natronlauge bleibt Tunicin ebenso unverändert wie in siedendem Wasser; in Pepsin und Trypsin ist es unverdaulich (Krukenberg).

Nicht unwesentliche Gegensätze zwischen dem Tunicin und der pflanzlichen Cellulose schienen in zweifacher Beziehung zu bestehen. Erstlich in einer allgemein grösseren Resistenzfähigkeit des Tunicins gegenüber den Agentien. Das hatte bereits Berthelot behauptet und darauf mit die Einführung der neuen Bezeichnung gegründet. Auch Schäfer, der im übrigen für eine vollkommene Uebereinstimmung der thierischen und pflanzlichen Cellulose mit Nachdruck eingetreten ist, anerkennt einen solchen Gegensatz. Neuerdings (1893) hat aber Winterstein die grössere Widerstandskraft der Thiercellulose gegen Säuren bestimmt bestritten und ausdrücklich hervorgehoben, dass in $1^1/_4$ % und in 5 % Schwefelsäure beide Cellulosen sich vollkommen gleichartig verhielten.

Besonderen Nachdruck hat aber Berthelot zweitens darauf gelegt, dass die Umwandlung des Tunicins in gährungsfähigen Zucker, die ihm zum ersten Male bei *Cynthia papillosa* gelungen war, nicht so leicht und nicht durch die gleichen Methoden zu erzielen ist wie bei der pflanzlichen Cellulose. Man wird jedoch F. E. Schulze (1863) beistimmen müssen, dass dieser Unterschied doch nicht ausreichend sei, um einen wesentlichen Gegensatz der beiden Substanzen anzunehmen. Anders läge freilich die Frage, wenn aus dem Tunicin sich kein Traubenzucker gewinnen liesse, und in dieser Beziehung haben erst die neuesten Untersuchungen völlige Klarheit gebracht.

Berthelot hatte durch sein complicirtes Verfahren aus dem Tunicin eine syrupartige Flüssigkeit gewonnen, welche Zucker mit einer unbestimmbaren Substanz vermischt enthielt. Den Zucker fand er traubenzuckerähnlich „analog au glucose“. Auch die folgenden Versuche, durch Hydrolyse des Tunicins sowie aus Cellulose Traubenzucker überzeugend darzustellen, gelangen zunächst nicht befriedigend. Franchimont (1879) gelangte zwar schon zu einem günstigeren, wenn auch nicht abschliessenden Ergebniss, und auch Schütze (1889) hat den stricten Beweis nicht erbracht, dass der entstandene Zucker Traubenzucker war. Dies wies erst Winterstein (1893) nach, indem er zeigte, dass die physikalischen und chemischen Eigenschaften des schliesslich bei der Hydrolyse des Tunicins gewonnenen Zuckers die des Traubenzuckers seien. Anfangs enthielten die entstandenen Krystalle noch eine geringe Menge eines anderen Zuckers eingeschlossen, der weder Galactose, noch Mannose, noch

eine Pentose war. Somit erscheint sicher bewiesen, was Krukenberg bereits 1881, allerdings nicht auf Grund wohlbegründeter Beobachtungen, sondern, wie es scheint, mehr auf speculative Betrachtungen hin, ziemlich kategorisch behauptet hatte, dass die bei Behandlung des Tunicins mit kalter concentrirter oder heisser verdünnter Schwefelsäure gebildeten krystallisirten organischen Zersetzungsproducte Glycose enthalten.

Damit ist ein weiteres wichtiges Argument gewonnen, welches für die Identität des Tunicins und der pflanzlichen Cellulose spricht, und dazu kommt endlich noch als ein anderes Moment von hervorragender Bedeutung das physikalische Verhalten.

Optisches Verhalten des Tunicins. Schacht (1856) hat zuerst die Doppellichtbrechung der Mantelfasern von *Phallusia* und *Cynthia* nachgewiesen. Später hat dann F. E. Schulze (1863) das Verhalten der Mantelsubstanz im polarisirten Licht eingehender untersucht. Der Mantel der *Cynthia* besteht, wo er nicht homogene Substanz zeigt, aus abwechselnden Lagen senkrecht sich kreuzender Fibrillen. Diese Fasern erwiesen sich als positiv doppellichtbrechend, und zwar um so deutlicher, je dichter und stärker die Cellulosesubstanz des Mantels war. Ihre optische Axe liegt in der Längsrichtung der Fibrillen, daher erscheinen ihre Querschnitte zwischen den Nicolschen Prismen stets dunkel. Die Feststellung der optischen Axe in der homogenen Mantelsubstanz erwies sich als äusserst schwierig und konnte nicht sicher ausgeführt werden.

In neuerer Zeit hat sich Ambronn eingehender mit dem optischen Verhalten der Thiercellulose beschäftigt und die Haarfortsätze der *Molgula* und den Stiel von *Boltenia* zur Untersuchung besonders geeignet gefunden. Die Haare und Längsschnitte durch den Stiel zeigen nach Behandlung mit Chloroform nach Zusatz frischer Chlorzinkjodlösung an bestimmten Stellen bei normaler Beleuchtung des Mikroskops eine blaugraue Färbung. Im polarisirten Licht hängt die Art der Färbung von der Stellung der optischen Elasticitätsaxe des Objects zur Polarisationsebene ab. Liegt die Längsaxe des Haares parallel zur letzteren, so erscheint das Object fast farblos, dreht man es um 90°, so sieht man die Cellulosetheile tief dunkelblau, fast schwarz. Das ist also genau der gleiche Pleochroismus wie der der Cellulosemembranen der Pflanzen, der Turmalin- und Herpathitplatten oder des Nicol'schen Prismas. „Es stimmt dieses Verhalten ganz mit demjenigen des festen Jods in sehr dünnen Krystallen überein, sodass man auch hier wohl den Schluss ziehen darf, der Pleochroismus werde durch Einlagerung kleinster gleichsinnig orientirter Kryställchen von Jod oder einer optisch ähnlich wirkenden Jodverbindung hervorgerufen." (Ambronn 1889, p. 303.)

Sitz der Cellulose im Mantel. Schmidt glaubte die Cellulose ganz an die sog. Blasenzellen der *Phallusia* gebunden, da diese seiner Meinung nach die einzigen Manteltheile waren, die der Behandlung mit Säuren und Alkalien widerstanden. Genauer haben Loewig und Kölliker festzustellen versucht, in welchen histologischen Elementen oder Zell-

theilen das Tunicin vorkommt. Sie wiesen nach, dass es besonders die fibrilläre Zwischensubstanz sei, und waren weiter der Ansicht, dass genau so wie in den Pflanzenzellen auch die Membranen der grossen Blasenzellen, d. h. in Wirklichkeit die protoplasmatischen Randschichten, Cellulose enthielten. Gelegentlich könnten sich bei *Polycarpa pomaria* Sav. die Cellulosemembranen der Zellen in Fibrillen auflösen. Zu einem wesentlich anderen Ergebniss gelangte Schacht (1851). Seine Methode bestand darin, dünne Mantelschnitte von *Phallusia* unter dem Mikroskop mit Jod und Schwefelsäure zu behandeln und festzustellen, welche Theile dadurch verändert werden. Im Gegensatze zu seinen Vorgängern fand er, dass die vermeintlichen Membranen der Mantelzellen nicht aus Cellulose bestehen und sich gegen Jod, Schwefelsäure und Aetzkali genau so wie thierische stickstoffhaltige Substanzen verhalten. Nur in der homogenen oder faserigen Zwischensubstanz ist die Cellulose enthalten. Es besteht somit nicht die vollständige Uebereinstimmung der Mantelzellen der Ascidien und der pflanzlichen Elemente, die Kölliker angenommen hatte.

Herkunft der Cellulose im Ascidienmantel. Das Vorhandensein einer dem thierischen Organismus im allgemeinen fremden stickstofffreien Verbindung im Mantel der Ascidien hat zu verschiedenen Erklärungsversuchen geführt. Auf eine sehr eigenthümliche Vorstellung verfiel Schmidt. Seine Entdeckung schien für den damaligen Stand der Thierchemie so völlig neu und überraschend, dass er die Frage aufwerfen konnte, ob der Ascidienmantel überhaupt ein thierisches Gewebe darstelle. „Man könnte glauben", sagt er, „dass hier eine Wucherung einfachen Pflanzenzellgewebes, man mag es nun Alge oder sonstwie nennen, das Thier in Schlauchform umgäbe und so innig mit ihm zum Pflanzenthier im wahren Sinne des Wortes verschmölze, sähe man in diesem Sacke nicht einerseits das erwähnte vollständig verzweigte Gefässsystem, also organischen Zusammenhang mit den rein animalen Organsystemen des Thieres und sprächen andererseits nicht Sars' und Milne Edwards' Beobachtungen über die Entwicklung der zusammengesetzten Ascidien dagegen." (1845, p. 64.)

Loewig und Kölliker erklären sich das Vorkommen von Cellulose daraus, dass die Ascidien, sowie die Tunicaten überhaupt, sehr reichlich pflanzliche Nahrung geniessen und mit dieser also direct Cellulose aufnehmen. Cellulose bei einem ausschliesslich animale Kost geniessenden Thier würde kaum zu verstehen sein. Die mit der Nahrung aufgenommene Cellulose verwandle sich wahrscheinlich in Zucker oder Gummi, circulire so im Blute, um aus diesem im Mantel wiederum als Cellulose ausgeschieden zu werden. Vielleicht sei auch schon im Dotter des Ascidieneies Gummi oder Zucker gelöst enthalten. Schacht, der diese Vorstellungen theilt, bemerkt dazu sehr richtig, dass es sehr wichtig wäre, genaue Blutanalysen vorzunehmen, um diese Auffassung bestätigt oder widerlegt zu sehen. Krukenberg's Untersuchungen haben nun das überraschende Ergebniss gehabt, dass bei den Tunicaten die Verdauung vorwiegend

Erklärung von Tafel XII.

Ascidien.

Fig.

1. Querschnitt durch den Cellulosemantel von *Cynthia papillosa* L. $\frac{3\,8}{1}$.
   h = „Verhornte" Aussenschicht; *st* = Stachel.
2. Ein Stück des Cellulosemantels aus derselben Schnittserie bei stärkerer Vergrösserung. $\frac{2\,7\,0}{1}$.
   lf = Längsfibrillen, *rf* = Ringfibrillen des Mantels.
3. Zwei Pigmentzellen aus dem Cellulosemantel von *Cynthia papillosa* L. $\frac{1\,0\,0\,0}{1}$.
4. Sog. Ocellus an der Egestionsöffnung von *Ciona intestinalis* L. $\frac{5\,2}{1}$.
5. Längsschnitt durch einen Ocellus der Ingestionsöffnung von *Ciona intestinalis* L. c. $\frac{1\,7\,0}{1}$.
   ec, = Ektodermepithel der Mundhöhle.
6. Aus derselben Schnittserie der Ocellus bei stärkerer Vergrösserung. $\frac{4\,0\,5}{1}$.
   ec, = Ektodermepithel der Mundhöhle.
7. Pigmentzellen des ektodermalen Hautepithels von *Fragaroides aurantiacum* Maur. (Nach Maurice.) $\frac{1\,0\,0\,0}{1}$.
   p = Pigmentkörner; *n* = Zellkerne.
8. Zelle des Cellulosemantels von *Fragaroides aurantiacum* mit aufgenommenen Fremdkörpern; intracelluläre Verdauung. (Nach Maurice.) $\frac{1\,0\,0\,0}{1}$.
   q = Aufgenommene Fremdkörper.
9. Parasitäre Alge (*Protococcus*) aus dem Cellulosemantel von *Fragaroides aurantiacum*. (Nach Maurice.) $\frac{1\,0\,0\,0}{1}$.

1.
st
h
pz
ec
2.
pz
rf
lr
3.
A
B
lb
lb
4.
rm
pz
rm
pz
5.
c
rm
ec
lm
ec
6.
pz
rm
eq
bg
pz
ec
7.
p
n
8.
q
9.

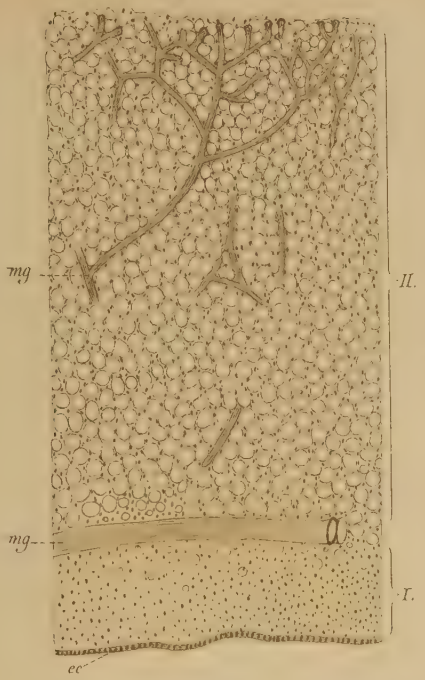
Erklärung von Tafel XIII.

Ascidien.

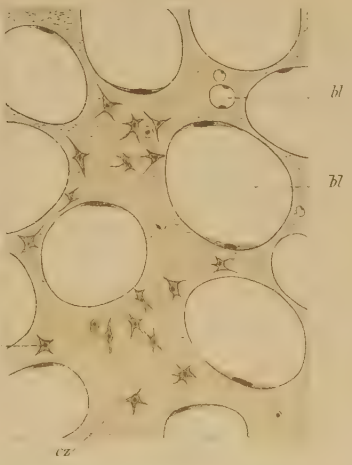
Fig.

1. Schnitt durch den äusseren Cellulosemantel von *Phallusia mammillata* Cuv. $\frac{72}{1}$.
   I = tiefere Schicht, ohne oder mit nur spärlichen Blasenzellen.
   II = Schicht der Blasenzellen.
2. Schnitt durch den Cellulosemantel von *Phallusia mammillata* stärker vergrössert. $\frac{120}{1}$.
   bl = sog. Blasenzellen; *cz* = Cellulosehaltige Zwischensubstanz.
3. Netzförmige Verzweigungen der Mantelgefässe von *Polycarpa viridis* Herd. (Nach Herdman.) $\frac{50}{1}$.
   f = Fibrillenzüge im Cellulosemantel; *mt* = Ektodermales Plattenepithel mit Kernen.
4. Eine Gruppe von vier sternförmigen und verzweigten Mantelzellen von *Phallusia mammillata.* $\frac{733}{1}$.
5. Mantelzellen in Umwandlung zu sog. Blasenzellen begriffen. *Phallusia mammillata.* $\frac{733}{1}$.
6. Querschnitt durch ein feines Manteldoppelgefäss von *Phallusia mammillata.* $\frac{500}{1}$.
7. Querschnitt durch einen Hauptstamm eines Mantelgefässes von *Phallusia mammillata;* nur eine Hälfte des Doppelgefässes ist gezeichnet worden. $\frac{250}{1}$.
   bz, = Blutzellen, die im Begriffe sind die Gefässwand zu durchwandern, um zu Mantelzellen zu werden resp. Bindegewebszellen; *sf* = spiralähnliche Fasern im Innern der Gefässe.
8. Flächenansicht eines Theiles eines grossen Mantelgefässes von *Phallusia mammillata.* circ. $\frac{150}{1}$.
   sf = spiralähnliche Fasern.

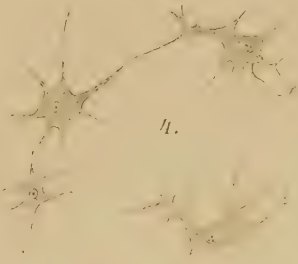
1.



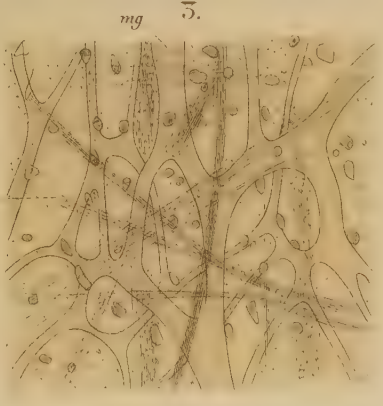
2.



4.



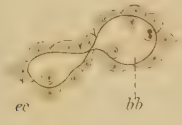
3.



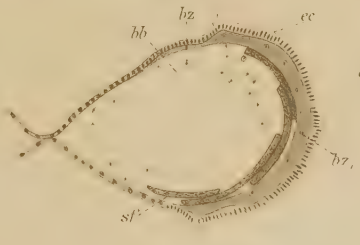
A
B
3.
C
D

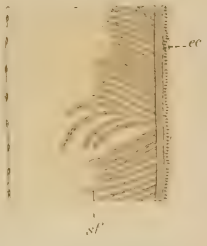
8.

6.



7.



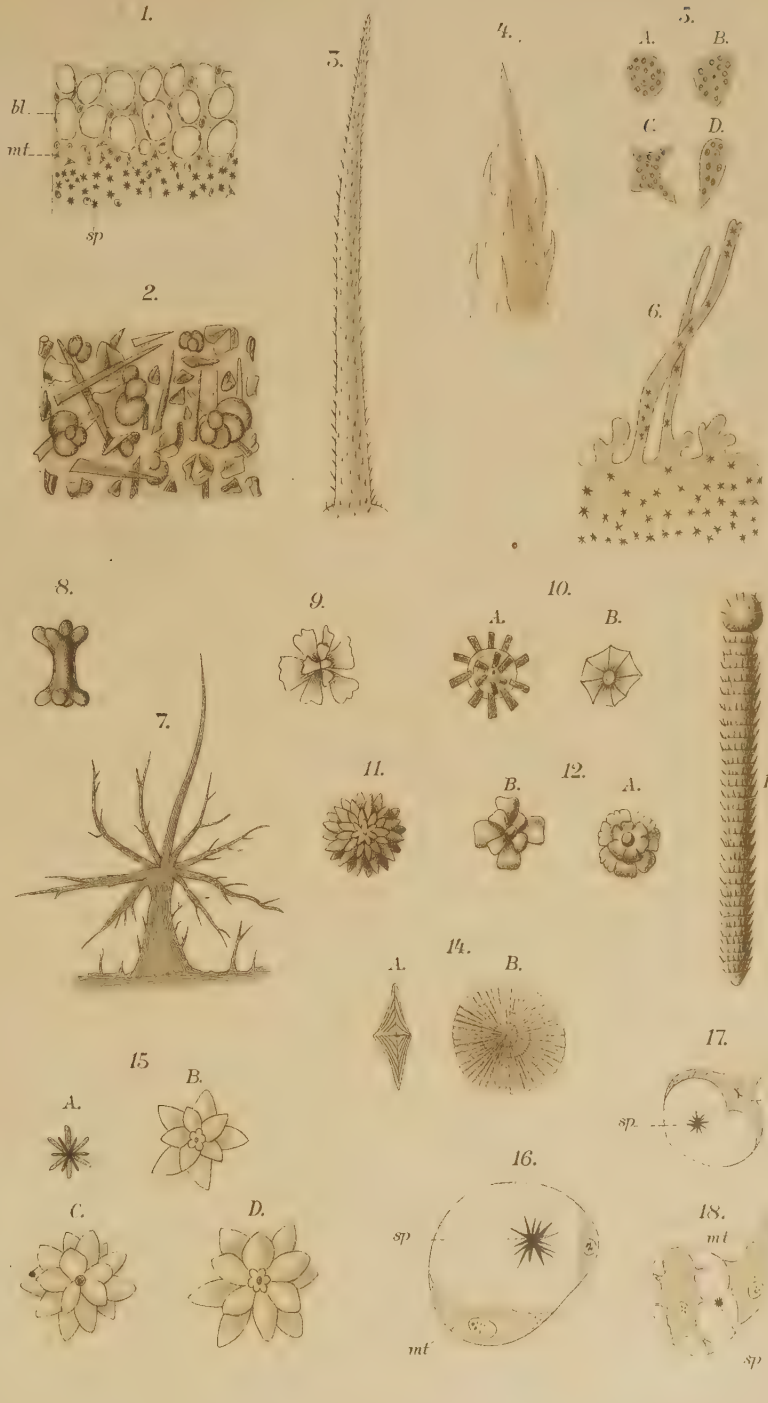


Erklärung von Tafel XIV.

Ascidien.

Fig.

1. Schnitt durch die äusseren Schichten des gemeinsamen Cellulosemantels von *Didemnum lobatum* Grube. $\frac{120}{1}$.
   bl = sog. Blasenzellen; *sp* = Kalkspicula.
2. Schnitt durch den mit Fremdkörpern aller Art durchsetzten Cellulosemantel von *Psammaplidium subviride* Herd. (Nach Herdman.)
3. Stachel am Mundeingang von *Cynthia papillosa* L. $\frac{22}{1}$.
4. Spitze eines benachbarten Stachels bei stärkerer Vergrösserung. $\frac{1985}{1}$.
5. Vier mit Dotterkörperchen beladene Mantelzellen von *Ciona intestinalis* L.
6. Tentakelförmige Fortsätze des Cellulosemantels von *Leptoclinum tonga* Herd. (Nach Herdman.) $\frac{50}{1}$.
7. Baumförmiger oder sternförmiger Mantelstachel von *Cynthia echinata* L. (Nach O. Hertwig.)
8. Spiculum aus dem Cellulosemantel von *Boltenia pachydermatina* Herd. (Nach Drasche.) $\frac{85}{1}$.
9. Spiculum aus dem Cellulosemantel von *Leptoclinum perforatum* Giard. (Nach Giard.)
10. Zwei Spicula von *Didemnum sargassicola* Giard. (Nach Giard.)
11. Mantelspiculum von *Leptoclinum candidum* Della Valle. (Nach Drasche.) $\frac{500}{1}$.
12. Zwei Mantelspicula von *Diplosomoides pseudoleptoclinum* Dr. (Nach Drasche.) $\frac{420}{1}$.
13. Mantelspiculum von *Microcosmus Julinii* Dr. (Nach Drasche.) $\frac{85}{1}$.
14. Mantelspicula von *Cystodites philippinensis* Herd. in Flächen- und Seitenansicht. (Nach Herdman.) $\frac{230}{1}$.
15. Vier Mantelspicula von *Didemnum lobatum* Grube. $\frac{733}{1}$. (B bei $\frac{1000}{1}$.)
16. Junges Mantelspiculum (*sp*) innerhalb eines von mehreren Zellen gebildeten Blasenraums. $\frac{1500}{1}$.
17. Junges Spiculum (*sp*) in einer sog. Blasenzelle. $\frac{1500}{1}$.
18. Spiculumbildung zwischen den Mantelzellen. $\frac{1500}{1}$.
    sp = Spiculum.



Lith. Gravure & Druck v. Dornemann.

intracellular erfolgt und dass auch das Ascidienblut, das an gelöstem Eiweiss ausnehmend arm ist, das organische Nährmaterial in seinen Zellen und nicht in der Flüssigkeit führt. So scheint das Nährmaterial von Zelle zu Zelle übergeführt zu werden. Auch bei dieser Verschiedenheit der vegetativen Processe gegenüber den höheren Thieren wäre es wohl möglich, dass die in der pflanzlichen Nahrung enthaltene Cellulose aufgenommen werden und in veränderter Form, vielleicht in Zucker verwandelt, in die Blutzellen gelangen könnte. Da die Mantelzellen ausgewanderte Blutzellen oder Mesenchymelemente sind, wäre es leicht verständlich, wenn im Mantel wieder Cellulose ausgeschieden würde. Dass die Mantelzellen sich an der Bildung der cellulosehaltigen Zwischensubstanz betheiligen, ist nicht unwahrscheinlich; es ist das mehrfach behauptet, häufig aber auch sehr bestimmt bestritten worden. Festgestellt scheint allerdings, dass in jugendlichen Stadien die Ausscheidung der homogenen cellulosehaltigen Grundsubstanz ausschliesslich von den Ektodermzellen ausgeht, die die eigenthümlichen Secretfäden entwickeln, während Zellen innerhalb der dünnen embryonalen Mantelschicht noch vollständig fehlen (vgl. hier auch die oben p. 228 mitgetheilten Bemerkungen). Ebenso fehlen bekanntlich Zellen im Mantel der Dolioliden*). Es müssten also den Ektodermzellen durch die im Blutstrom bewegten Blutzellen die nöthigen Stoffe zugeführt werden, damit sie die Celluloseausscheidung besorgen können.

Theoretische Bedeutung des Vorkommens der Cellulose im Ascidienmantel. Die Entdeckung Schmidt's schien auf den ersten Anblick geeignet, den scharfen Gegensatz zwischen Thier und Pflanzenreich, der in den vierziger Jahren ziemlich allgemein anerkannt war, zu überbrücken. Das Vorkommen der stickstofffreien Cellulose im ganzen Pflanzenreich und ihr völliges Fehlen bei allen Thieren wurde bis dahin als ein durchgreifender fundamentaler Unterschied im Chemismus beider organischen Reiche angesehen. Durch den Nachweis der Cellulose im Ascidienmantel war dieser Gegensatz, wenigstens in der bisher angenommenen Form, widerlegt worden. Dazu trat als eine weitere Uebereinstimmung die, dass nach den nunmehr allerdings als irrthümlich erkannten Angaben Loewig's und Kölliker's auch im Thierreich pflanzenähnliche Zellen mit Cellulosemembranen vorkommen sollten, nämlich die sog. Blasen- oder Hohlzellen im Mantel der *Phallusia mammillata* und anderer Ascidien. Trotzdem haben sich gerade die letztgenannten Autoren entschieden dagegen erklärt, dass durch den Cellulosenachweis bei Tunicaten und die von ihnen im Mantel aufgefundenen Zellformen die bis dahin scharf umschriebenen Grenzen zwischen Thier und Pflanze irgend wie verwischt werden könnten. Zum Beweise führen sie eine Reihe Unter-

*) Wie an einer späteren Stelle ausgeführt werden wird, soll allerdings der Mantel von *Doliolum* nach Uljanin keine Cellulose enthalten. Loewig und Kölliker haben jedoch das Vorhandensein dieser Substanz festgestellt, ohne allerdings entscheiden zu können, ob sie in der äusseren Hülle oder in den inneren Geweben ruht.

schiede an, die im Auftreten der Cellulose in den Pflanzen und im Ascidienmantel bestehen, Unterschiede, die jetzt allerdings zum Theil nicht mehr als zutreffend gelten können. Darin aber, dass die Tunicaten trotz des Vorkommens von Cellulose nach wie vor in der ganzen Art des Stoffwechsels unzweifelhafte Thiere bleiben und durchaus nicht den Pflanzen genähert erscheinen, wird man ihnen nur beistimmen können.

Schacht war natürlich noch weniger als seine Vorgänger geneigt, dem Vorkommen von Cellulose bei Ascidien eine grössere theoretische Bedeutung beizumessen, nachdem ihm der Nachweis gelungen war, dass die „Membranen" der Mantelzellen nicht aus Tunicin, sondern aus einer stickstoffhaltigen Substanz bestehen. Er findet darin einen wichtigen Unterschied zwischen allen thierischen und pflanzlichen Zellen und legt auch darauf Gewicht, dass die Thiercellulose in intercellularen Fasern oder als homogene amorphe Zwischensubstanz vorkomme, was bei Pflanzen niemals der Fall sei. Diese Verschiedenheiten führen ihn dazu, an der Identität der thierischen und pflanzlichen Cellulose überhaupt zu zweifeln. Die procentische Zusammensetzung scheine allerdings die gleiche zu sein, aber es handle sich vielleicht um isomere Körper, denn die wenigen gemeinsamen chemischen Eigenschaften genügten nicht, um die Identität zu erweisen.

Auch jetzt noch wird vielleicht manchem durch die zahlreichen chemischen und physikalischen Uebereinstimmungen beider Substanzen nicht eine vollkommene Identität des Tunicins und der pflanzlichen Cellulose, sondern nur eine allerdings sehr nahe Verwandtschaft erwiesen erscheinen. Aber auch bei der Annahme ihrer Identität darf die theoretische Bedeutung des Vorkommens von Cellulose im Thierreich nicht überschätzt werden. Die Wichtigkeit der so lange unbekannt gebliebenen Thatsache an und für sich zugegeben, erscheint doch andererseits die Gegenwart von Cellulose im Ascidienmantel für die Abgrenzung von Thier- und Pflanzenreich fast ohne jede Bedeutung, nur wird man freilich nicht mehr das Fehlen jener stickstofffreien Substanz als ein allgemein giltiges Merkmal aller Thierformen betrachten dürfen.

Es gilt also im wesentlichen der Standpunkt von Loewig und Kölliker in dieser Frage noch jetzt, und auch in den zahlreichen Fällen, in welchen Ambronn (vgl. oben p. 208) Cellulose nachgewiesen hat, haben wir keine einzige Form kennen gelernt, deren Stellung zum Thierreich dadurch irgendwie in Frage gestellt sein könnte. Da die systematische Stellung einer Thierform ausschliesslich durch morphologische und morphogenetische Eigenthümlichkeiten bestimmt zu werden pflegt, hat der Nachweis von Cellulose bei Tunicaten auf die Auffassungen über deren verwandtschaftliche Beziehungen nicht den geringsten Einfluss ausgeübt. Erst lange Zeit nachdem der ausserordentliche Gegensatz im Chemismus der Tunicaten und Vertebraten klar erkannt worden war, wurden auf bestimmte Thatsachen der ontogenetischen Entwicklungsgeschichte der Ascidien hin die bekannten Auffassungen über die engen

phyletischen Beziehungen beider Thierstämme verkündet. Nur G. Jäger hat darauf hingewiesen, dass die Eigenthümlichkeiten im chemischen Verhalten der Tunicaten die modernen Ansichten über deren Stammesverwandtschaft nicht zu stützen geeignet sind. Man muss sich jedoch wohl mit der Erkenntniss begnügen, dass eine mit der pflanzlichen Cellulose durchaus übereinstimmende Substanz bei verschiedenen Thierformen vorkommt und zwar besonders reich im Tunicatenmantel, dass aber diese Besonderheiten im Chemismus eine weitgehendere Bedeutung für die Beurtheilung phylogenetischer, systematischer oder morphologischer Fragen überhaupt nicht haben. Wenn auch innerhalb der Ascidienklasse im Cellulosemantel einiger systematischen Gruppen bestimmte durchgreifende Unterschiede sich erkennen lassen, die zum Theil auf der verschiedenen Art und Weise beruhen, wie die Cellulose zur Ablagerung gelangt ist, so sind das Verschiedenheiten, die in letzter Instanz nicht auf Gegensätze im Tunicin selbst zurückzuführen sind, sondern auf Besonderheiten des protoplasmatischen Zellmateriales, das den Aufbau des Mantels ausführt und regelt.

b. *Andere chemische Bestandtheile des Mantels.*

Die genaueren Untersuchungen der chemischen Beschaffenheit des Ascidienmantels beziehen sich fast ausschliesslich auf die Cellulose, und die übrigen den Mantel bildenden Substanzen werden nur von wenigen Forschern und meistens nur nebenbei behandelt. Ich habe oben (p. 208 und fg.) bereits einige Angaben erwähnt, welche sich, es ist das aus den Darstellungen der betreffenden Autoren nicht mit Sicherheit zu entnehmen, vielleicht nicht auf den Gesammtkörper, sondern nur speciell auf den Mantel beziehen könnten.

Der Wassergehalt des Cellulosemantels scheint im lebenden Thiere ein sehr bedeutender zu sein. Es dürfte sich aber wohl als ein Beobachtungsfehler erweisen, wenn Schmidt für *Phallusia mammillata* angibt, dass im Mantel nur 1,07 % feste Bestandtheile und 98,93 % Wasser sich finden sollen. Darnach müsste gerade der so überaus resistente Mantel das wasserreichste Organ darstellen. Jedenfalls stimmen die oben mitgetheilten Angaben über den Wassergehalt der ganzen Thiere damit schlecht überein.

Ueber die Beschaffenheit und die Menge der festen Mantelsubstanzen gibt zuerst Payen zuverlässigeren Aufschluss. Er findet bei *Ciona intestinalis* folgende Zusammensetzung des entwässerten Mantelgewebes:

Cellulose	= 60,34 %	100 %
Stickstoffhaltige Substanzen	= 27,00 %	
Anorganische Materien (Phosphate, Silicate und andere mineralische Substanzen)	= 12,66 %	

Die pflanzlichen Gewebe unterscheiden sich nach Payen dadurch vom Ascidienmantel, dass sie bei Anwendung der gleichen Untersuchungsmethode nur etwa die Hälfte der stickstoffhaltigen Substanzen und anorganischen Materien ergeben, während der Gehalt an Cellulose dem entsprechend grösser ist; doch legt Payen selbst auf diesen Gegensatz kein besonderes Gewicht.

Ueber die Natur der im Mantel vorkommenden stickstoffhaltigen Substanzen ist wenig bekannt. Sie scheinen zum Theil sehr resistent zu sein, denn Winterstein fand bei *Ascidia mentula* und *Phallusia mammillata* nach Kochen der Mäntel in Wasser und Behandlung mit Salzsäure neben 1,30 % Asche noch 4,02 % Stickstoff. Schon Schacht hatte auf einen eigenthümlichen Stoff hingewiesen, den er bei *Cynthia microcosmus* Cuv. in der faserigen Mantelschicht neben den Cellulosefasern abgelagert fand. Diese Substanz löst sich in Aetzkali auf, widersteht selbst der concentrirten Schwefelsäure und färbt sich in Jod und Schwefelsäure nicht blau. Bei *Phallusia* soll sie nur sehr spärlich vorhanden sein, reichlich dagegen bei den Cynthien, bei denen sie auch die oberflächlichen als hornartig bezeichneten Gebilde entstehen lässt. Nach Loewig und Kölliker löst sich die „hornartige Substanz" bei *Cynthia papillosa* in Kalilauge und Salzsäure auf, sodass nur die Cellulosefibrillen bestehen bleiben. Um Keratin kann es sich aber hierbei nicht handeln, da concentrirte Schwefelsäure nicht einwirkt. Lacaze-Duthiers bezeichnet diese Substanz bei Cynthien als chitinös.

Neben gewissen nicht näher bestimmten stickstofthaltigen Substanzen und Cellulose fand Schütze im Mantel der *Phallusia mammillata* Cuv. noch Cholesterin, Fett, freie Oel-, Valerian-, Palmitin-, Stearinsäuren. Am genauesten aber ist seine Analyse der Asche der Mäntel, für die er die folgende Zusammensetzung angibt:

Kieselsäure	= 2,76 %
Phosphorsäure (an Eisenoxyd und Thonerde gebunden)	= 12,72 %
Eisenoxyd	= 15,81 %
Thonerde	= 9,52 %
Calciumphosphat	= 3,94 %
Calciumcarbonat	= 49,22 %
Magnesiumcarbonat	= 6,03 %
Summa	= 100 Theile.

Es ist selbstverständlich, dass diese Bestandtheile bei verschiedenen Arten in sehr wechselnden Mengen sich finden. Am auffallendsten vielleicht wird das Schwanken des Gehalts an kohlensaurem Kalk sein, der vornehmlich in den Spiculis abgelagert ist. Vielfach fehlen die Spicula ganz, bei manchen Synascidien (*Didemnum* und *Leptoclinum*) dagegen sind sie überaus zahlreich, und zuweilen ist der ganze Mantel so voll-

ständig von den Kalkgebilden durchsetzt, dass der Stock in reiner weisser Farbe erscheint (*Leptoclinum candidum* Sav.). Offenbar wird in diesen Fällen der Aschengehalt der Mäntel ein bedeutenderer sein als bei *Phallusia* oder *Ascidia*.

4. Bedeutung und Nutzen des Cellulosemantels.

Die morphologische Bedeutung des Cellulosemantels der Ascidien und seine Homologie mit dem Gehäuse der Appendicularien sind bereits oben (p. 98 und 160) erörtert worden. Dass man, um den complicirten Bau des Ascidienmantels zu verstehen, von einem phylogenetischen Stadium auszugehen habe, auf welchem, ähnlich wie gegenwärtig bei Appendicularien, über dem Ektodermepithel nur eine hyaline von Bindegewebszellen noch nicht erfüllte cuticulaähnliche Schicht lagerte, wird jetzt wohl ziemlich allgemein anerkannt. In der Embryonalentwicklung aller Ascidien wiederholt sich dieses Stadium der Mantelbildung, und in der Klasse der Thaliacea oder Nectascidia werden wir bei *Doliolum* den Mantel als ein zeitlebens zellenloses cuticulares Gebilde antreffen, das zuweilen abgestossen und wieder erneuert wird. Wenn es in diesem letzteren Falle vielleicht auch nicht unwahrscheinlich ist, dass eine secundäre Rückbildung vorliegt, so geben doch immerhin die Dolioliden eine Vorstellung, wie etwa der Mantel bei den Vorfahrenformen der Ascidien ursprünglich beschaffen sein mochte. In der Form des Appendicularien-Gehäuses konnte der Mantel bei Ascidien unmöglich bestehen bleiben. Denn jenes ist für eine pelagische Lebensweise so eigenartig angepasst, dass es festsitzenden Formen wenig zweckdienlich wäre. Beim Uebergang zu einer festsitzenden Lebensweise musste daher das Organ tiefgreifende Veränderungen erfahren. Diese bestanden zunächst darin, dass das Gehäuse, das willkührlich vom Thiere verlassen und periodisch immer wieder erneuert werden konnte, zum fest und bald auch dauernd mit der Ascidie verbundenen Mantel sich umformte. Die Eigenschaften, die das Gehäuse haben musste, um die Schwebefähigkeit der Appendicularien zu erhöhen, konnten in Wegfall kommen, da der Mantel nunmehr ausschliesslich als Schutzorgan und als Stütze für die inneren Weichtheile sich zu entwickeln berufen war und vornehmlich eine gewisse Stärke und Festigkeit zu erlangen hatte. Das konnte natürlich auch auf einem ganz anderen Wege geschehen, als es in Wirklichkeit erfolgt ist. Beispielsweise hätten ähnliche Schalenbildungen, wie sie bei Lamellibranchiaten vorkommen, oder feste kalkige Röhren und Gehäuse auch Organismen, die im übrigen nach dem Ascidientypus gebaut sind, zweckdienliche Einrichtungen werden können. Der Ascidienmantel aber erlangte seine ganz eigenartige Beschaffenheit durch zwei seine phylogenetische Entwicklung bestimmende Momente: erstlich durch das Auftreten von Mesodermzellen im cuticularen Secret und zweitens durch die Absonderung von Cellulose. Der Ascidienmantel wurde so zu einem cellulosehaltigen Bindegewebe. Dieses Bindegewebe war im Stande, die nothwendige

Widerstandsfähigkeit, Stärke und Festigkeit zu erlangen, um gegen mechanische Insulte genügenden Schutz zu verleihen. Ueberdies vermochte es Erhebungen aller Art zu entwickeln (Stacheln u. s. w.), die als Waffen dem Thiere von Wichtigkeit wurden, und ferner war es geeignet, in vielen Fällen besonders dadurch, dass es sich mit Fremdkörpern bedeckte, sympathische Schutzfärbungen und schützende Aehnlichkeit mit leblosen Gegenständen anzunehmen. Durch die Entwicklung von Mantelgefässen erhält endlich der Ascidienmantel auch respiratorische Bedeutung.

Die Deutung des Mantelgewebes als Bindegewebe ergab sich übrigens nicht erst aus der Erkenntniss, dass die Zellen dem mittleren Keimblatt entstammen. Schon früher, als man noch alle Mantelelemente vom ektodermalen Hautepithel ableitete, war jene Auffassung die verbreitetste. Nur derjenige, der den Begriff Bindegewebe nicht nur durch eine bestimmte Gewebsform, sondern auch durch eine mesodermale Entstehung definirt wissen wollte, konnte diese Ansicht nicht theilen. Die vermeintliche ektodermale Herkunft der Mantelzellen war denn auch für Semper Veranlassung, die Benennung Bindegewebe für den Ascidienmantel zurückzuweisen und die oben schon erwähnte Auffassung zu vertreten, dass dieses Organ eine „geschichtete Cellulose-Epidermis“ darstelle.

Diese Ansicht erhielt durch die Darstellungen, die Lahille und Maurice über den Bau und die Entwicklung des Ascidienmantels gaben, eine neue Stütze. Beide Forscher glaubten gefunden zu haben (vgl. oben p. 227), dass der Mantel auch auf seiner äusseren Seite von einem ektodermalen Epithel, das auf frühen Stadien durch Spaltung des späteren inneren sich gebildet hätte, begrenzt werde. Die cellulosehaltige Grundsubstanz entsteht dann auf den frühesten Entwicklungsstadien nicht ähnlich wie eine cuticulare Ausscheidung vom ektodermalen Epithel nach aussen zu, sondern es erfolgt die Ausscheidung stets zwischen beiden Epithelien und zwischen den einzelnen Zellen. Ferner gelten dann die Mantelzellen nicht mehr als solche Elemente, die sich aus dem ektodermalen Epithelverbande gelöst haben und centrifugal nach aussen zu gewandert sind, sondern sie sind die mittleren zwischen zwei epitheliale Lagen eingeschlossenen Partien eines mehrschichtigen Ektoderms. In consequenter Durchführung dieser Anschauung müsste man dann allerdings, wie es früher schon Julin (1881) im Anschluss an Semper gethan hat, den Cellulosemantel und das darunter liegende ektodermale Hautepithel unter dem gemeinsamen Namen „Epidermis“ zusammenfassen. Doch sind durch alle neueren Untersuchungen die Voraussetzungen, auf welchen diese Auffassungen beruhen, als irrthümlich erkannt worden, und die thatsächlichen Vorgänge bei der Bildung des Mantels lehren, dass auch aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen gegen die Deutung des Mantels als Bindegewebe kein Widerspruch mehr sich herleiten lässt. Das Auffallende der Thatsache bleibt aber bestehen, dass ein Bindegewebe die äusserste Schicht im Thierkörper bilden kann.

Dadurch, dass Mesenchymzellen in den Cellulosemantel einwanderten, erlangte dieser noch in einer anderen Beziehung eine wichtige schützende Bedeutung. Die amöboiden Mantelzellen können nämlich so wie die Mesenchymzellen in der primären Leibeshöhle resp. in den Blutbahnen als Phagocyten thätig sein. In der Embryonalentwicklung spielen phagocytäre Mesenchymzellen bei der Rückbildung des larvalen Ruderschwanzes eine wichtige Rolle; ebenso bei der Rückbildung des ganzen aus dem befruchteten Ei entstandenen Oozooits während der Entstehung vieler Synascidienstöcke (*Botryllus, Distaplia*). Bekanntlich geht nämlich, wie schon Krohn nachgewiesen hat, häufig das erste aus dem Ei stammende Individuum, bald nachdem sich seine Metamorphose aus der geschwänzten Larve zur festsitzenden Ascidie vollzogen hat, zu Grunde, um den frühzeitig von ihm aus entstandenen Knospen Raum zur Entwicklung zu bieten. Es scheint, dass bei dieser Resorption des Oozooits neben Mesenchymzellen auch Zellen des Cellulosemantels*) als Phagocyten wirksam sind und sich mit Zellen und Zelltrümmern der in Auflösung begriffenen Gewebe beladen, um sie allmählich zu verdauen. Der Cellulosemantel des Oozooits stellt ja das perennirende Organ dar, das die in Ausbildung begriffenen Knospen umschliesst und zum gemeinsamen Mantel des Stockes wird. In alten Synascidienstöcken erfolgt häufig eine periodische Rückbildung der alten Zooide, nachdem die Geschlechtsproducte entleert worden sind. Auch hierbei sollen nach Maurice (1888) die Mantelzellen von *Fragaroides* als Phagocyten functioniren (vgl. Fig. 8, Taf. XII). Ich habe ebenfalls oben (p. 226) bereits Mantelzellen beschrieben, die mit Dotterkörperchen erfüllt waren (Fig. 5, Taf. XIV). Es schien aber, dass die Dottertheilchen nicht erst im Cellulosemantel von den Zellen aufgenommen worden seien, sondern bereits in der primären Leibeshöhle vor der Durchwanderung des Ektodermepithels. Es gleichen nämlich diese Mantelzellen durchaus gewissen Mesenchymzellen, und vielleicht sind es gerade diese Elemente, welche dem Mantel die Nährstoffe zuführen.

Es ist hier auf diese Thatsachen hingedeutet worden, um zu erweisen, dass sich die Mantelzellen nach Art echter Phagocyten mit Nahrungstheilchen aller Art beladen und diese intracellular verdauen können. Eine direct schützende Bedeutung für die ganze Ascidie kann aus dieser Fähigkeit dann erwachsen, wenn von den Mantelzellen solche Fremdkörper aufgenommen und verdaut werden, die im unverletzten Zustande auf den Gesammtorganismus schädigend einwirken müssten. Das scheint in der That der Fall sein zu können.

Metschnikoff hat zuerst (1883) darauf hingewiesen, dass die Mantelzellen der Ascidien ein wirksames Mittel gegen eindringende Bacterien

*) Eine derartige Bedeutung der Mantelzellen bei der Rückbildung des Oozooits hat Kowalewsky (1892) für *Botryllus* behauptet. Sie wurde aber von Salensky (1893, p. 501 fg.) sowohl für *Botryllus* als auch für *Distaplia* mit allem Nachdruck in Abrede gestellt.

sind, dass diese von jenen angegriffen und verdaut werden. Er sagt über diese Vorgänge folgendes: „Als ein gutes Object für die Beobachtung dieser Verhältnisse kann ich *Botryllus* anführen, dessen ganz frische, eben aus dem Meere hergeholten Colonien constant eine Menge verschiedenartiger Bacterien in der Tunica enthalten. Unter ihnen fand ich eine kleine Spirochaete-Art, welche auffallend an die *Spirochaete Obermeyeri* des Rückfalltyphus erinnert, und auch einen kleinen Bacillus, welcher an beiden Enden je eine Spore trägt und überhaupt eine Aehnlichkeit mit dem Leprabacillus aufweist. Alle diese Bacterien werden von den zahlreichen Wanderzellen der Tunica eifrig verfolgt, und man findet sie in ihrem Innern in verschiedenen Entwicklungs- und Verdauungsstadien eingeschlossen. Der Kampf wird aber gegenseitig geführt, und man findet augenscheinlich todte Wanderzellen, aus welchen nach allen Seiten die langgezogenen Bacterien ausstrahlen" (1883, p. 21). Das Eindringen auch eines verhältnissmässig grösseren Gegenstandes in den Mantel veranlasst eine Ansammlung der Mantelzellen um den Fremdkörper. Metschnikoff beobachtete das an *Ciona intestinalis* beim Einführen einer feinen Glasröhre, eines Seeigelstachels oder Rosendornes. Die Mantelzellen umgaben den eingedrungenen Gegenstand in solcher Menge, dass ihre Ansammlung mit blossem Auge zu bemerken war. Die einzelnen Zellen aber blieben getrennt und vereinigten sich nicht zu Plasmodien.

Später hat Lubarsch (1891) unter anderen auch diesen letzteren Versuch wiederholt und die in den Mantel eingesteckten Glascapillaren von Zellen dicht umgeben gefunden. Im Gegensatze zu Metschnikoff berichtet er aber, dass die angesammelten Mantelzellen zwar nicht „deutliche Riesenzellbildung" eingehen, doch aber häufig „zu Plasmodien verkleben".

Die Untersuchungen von Lubarsch sind noch in mehrfacher anderer Beziehung von Wichtigkeit. Das Vorkommen von Bacterien im Ascidienmantel wird bestätigt, jedoch mit der Einschränkung, dass die Parasiten nur bei Thieren sich finden, die in der Nähe der Küste und der Meeresoberfläche gefangen werden, denn in der Tiefe und auf hoher See, wo Verunreinigungen ausgeschlossen seien, sollten Bacterien überhaupt*) durchaus fehlen. Lubarsch versucht darüber eine principielle Entscheidung zu erlangen, ob, wie Metschnikoff angenommen hatte, die Wanderzellen des Ascidienmantels in der That durch Vernichtung der Bacterien Immunität hervorrufen können. Seine Versuche erstrecken sich

*) Diese Annahme eines solchen beschränkten Verbreitungsgebietes der Bacterien im Meere hat sich bekanntlich als irrthümlich herausgestellt. Schon 1886 hatte B. Fischer feststellen können, dass im Ocean auf hoher See regelmässig Bacterien sich finden, manchmal nur in geringer Zahl, zuweilen aber in ähnlich grossen Mengen wie in der Nähe des Landes. Auf der Plankton-Expedition wurde dieses Ergebniss bestätigt, und überdies gelang der Nachweis, dass auch in recht beträchtlichen Tiefen im freien Wasser die Bacterien noch vorkommen, während sie allerdings unmittelbar am Meeresgrunde mit Sicherheit nicht aufgefunden werden konnten.

auf Milzbrand, und er fand die Ascidien (*Ascidia mentula, Phallusia mammillata, Ciona intestinalis*) gegen diese Seuche immun. Thiere, denen Milzbrandbouillonculturen oder in Kochsalz suspendirte Bacillen in den Mantel injicirt oder denen mehrere Oesen Agarculturen in Manteleinschnitte eingefügt wurden*), zeigten niemals (unter 28 Versuchen) Erkrankungen an Milzbrand. Gelangten bei der Injection die Bacterien direct in ein Mantelgefäss, so blieben sie im Blute längere Zeit lebend; noch nach 9 Tagen konnte die Anwesenheit virulenter Bacillen festgestellt werden. Sowohl die Mantel- als auch die Blutzellen zeigten bei Lubarsch's Versuchen meist nur eine sehr geringe phagocytäre Thätigkeit. In den ersten Tagen nach der Injection der Bacillen in das Blut fanden sich nur wenige Parasiten in der Blutflüssigkeit selbst, fast alle lagen dagegen in mehr oder minder vorgeschrittenen Stadien der Desorganisation intracellulär in den Blutzellen. Später zeigten sich wieder mehr freie Bacterien im Plasma des Blutes. Im festen Mantelgewebe war die Phagocytose der Mantelzellen, die niemals gänzlich vermisst wurde, eigenthümlicher Weise gerade dann am unbedeutendsten, wenn grosse Mengen Bacillen eingeführt worden waren, die ohne sich zu zerstreuen an einer Stelle liegen blieben. Wenn feinste Capillarröhren mit Bacterien und Carmin in den Mantel gesteckt wurden, so wanderten die Mantelzellen in die Röhrchen ein, um sich dort mit den Bacillen und den Farbstoffen zu beladen. Ebenso trat Phagocytose ein, wenn Leber- oder Milzstücke an Milzbrand zu Grunde gegangener Kaninchen in den Mantel gebracht wurden.

Unzweifelhaft ergibt sich aus diesen Versuchen, dass die Ascidien eine angeborene Immunität gegen Milzbrand besitzen. Daraus, dass die Thiere auch dann, wenn virulente Bacterien frei in ihrem Blute leben, bestehen bleiben ohne, wie es den Anschein hat, Schaden zu nehmen, scheint in der That hervorzugehen, dass die Phagocytose der Mantel- und Mesenchymzellen, die sich unzweifelhaft auf die Bacterien erstreckt, für die Immunität nur von untergeordneter Bedeutung ist. Natürlich bezieht sich diese Schlussfolgerung, die Lubarsch gezogen hat, nur auf die Immunität der Ascidien gegen Milzbrand, und es ist nicht ausgeschlossen, dass anderen Krankheitserregern gegenüber die Mantelzellen von einer grösseren Wichtigkeit sein könnten. Doch sind Bacterien als Krankheitserreger oder Todesursache bei Ascidien bisher überhaupt nicht bekannt geworden.

III. Das Ektoderm.

1. Das Ektodermepithel der Leibeswand.

Die ektodermale Leibeswand der Ascidien stellt überall ein einschichtiges Epithel dar, dem sich der äussere Cellulosemantel im lebenden Thier dicht anschmiegt. An den meisten Stellen ist das Epithel ein

*) Den Injectionen und Culturen wurde etwas Carmin beigemischt, um leichter die Stellen, an welchen die Bacillen liegen, auffinden zu können. Die Wunden im Mantel wurden durch eine Mischung von Gummi und Gelatine geschlossen.

Plattenepithel. In der Flächenansicht erscheinen die Zellen in polygonalen Umrissen und besitzen einen meist central gelegenen Kern. Der Zellleib ist dann gewöhnlich plasmaarm, zeigt häufig reticuläre Structur (Fig. 5, Taf. XV) und enthält zuweilen auch Vacuolen, die mit einer hellen Flüssigkeit erfüllt sind. Bei manchen Formen (*Phallusia mammillata*) besteht das Hautepithel über mehr oder minder weiten Strecken aus etwas dickeren, würfelähnlichen und selbst prismatischen Zellen, sodass die Schicht, die sonst gewöhnlich ausserordentlich fein membranartig und oft schwer nachweisbar ist, recht ansehnlich erscheinen kann.

Da das ektodermale Hautepithel der Ascidien nicht die oberflächlichste, den Thierkörper gegen die Aussenwelt abgrenzende Leibesschicht ist, hat es auch keine unmittelbare Bedeutung als Schutzorgan. Als solches functionirt vielmehr der Cellulosemantel, und die vornehmlichste Aufgabe des Hautepithels ist es, diesen seiner Hauptmasse nach zu secerniren*). Auf diese Thätigkeit ist das Auftreten der Secretfäden an den Ektodermzellen zurückzuführen.

An den Ektodermzellen der Mantelgefässe von *Distaplia* hat zuerst Della Valle (1881) lange fadenförmige, in die Cellulosesubstanz hineinragende protoplasmatische Fortsätze beschrieben, die er dadurch zu erklären suchte, dass die betreffenden Zellen im Begriffe seien aus dem Epithelverbande sich zu lösen, um zu amöboiden Mantelzellen zu werden. Später wurden diese Fortsätze von Maurice (1888) bei *Fragaroides*, von Salensky bei jungen Pyrosomen, von Seeliger (1893) bei *Clavelina* und Salpen nachgewiesen und von dem letzteren als „Secretfäden" bezeichnet. Auch Salensky hat darauf hingewiesen, dass diese Fäden für die Ausscheidung der cellulosehaltigen Grundsubstanz von Bedeutung sind.

Die Secretfäden finden sich weit verbreitet an der Oberfläche der Ektodermzellen (Fig. 2, Taf. XV); an allen Körperstellen können sie vorkommen, besonders reich sind sie in den Mantelgefässen, wo sie fast immer leicht aufzufinden sind (Fig. 4, Taf. XV). Auch in noch jugendlichen Entwicklungsstadien, bei Larven, kommen sie bereits vor (Fig. 1, Taf. XV). Sie scheinen leichtvergängliche Gebilde zu sein, die bald da, bald dort auftreten und dann wieder rückgebildet werden. Durch die Reagentien werden diese protoplasmatischen Fäden bei der Conservirung oft zerstört.

Neben den den Cellulosemantel abscheidenden Ektodermzellen finden sich an bestimmten Stellen besondere Drüsenzellen. Sie scheinen ein von der cellulosehaltigen Grundsubstanz verschiedenes klebriges Secret abzusondern, das die Befestigung des Thieres an den verschiedensten Gegenständen vermittelt. Bei den sich festsetzenden Larven finden sich solche Drüsenzellen in den Haftpapillen, wo über dem Ektoderm nur eine äusserst dünne homogene Celluloseschicht liegt (Fig. 6, Taf. XV). Bei alten Ascidien sind meines Wissens besondere Drüsenzellen an den festgehefteten Stellen nicht nachgewiesen worden, obwohl sie sich vielleicht

*) Die controversen Angaben über die Betheiligung der ausgewanderten Mesodermzellen (Mantelzellen) an der Ausscheidung der cellulosehaltigen Grundsubstanz vgl. oben p. 228.

bei dieser oder jener Form finden möchten; meistens dürfte allerdings die frisch gebildete Grundsubstanz des Cellulosemantels selbst eine genügend klebrige Beschaffenheit besitzen, um die Fixirung zu bedingen. Es ist bekannt, dass manche alte Ascidien ,in Aquarien verpflanzt, sich selbst an glatten Glasböden neu befestigen können. Meist erfolgt dann freilich die Befestigung mittelst der alten oder vielleicht auch neu sich bildenden wurzelförmigen Mantelfortsätze, indem diese kleine auf dem Boden liegende Fremdkörper umspinnen (*Eugyra arenosa*). Zuweilen aber (*Perophora*, *Ciona*) haften die Mantelfortsätze direct an den Glaswänden.

Ueberaus häufig finden sich im Ektodermepithel Pigmentzellen. Oft sind sie so zahlreich, dass sie durch den äusseren Cellulosemantel hindurchscheinen und den äusseren Gesammtfarbenton der Ascidie bestimmen (vgl. oben p. 200). Die Farbe wird, wie es scheint überall, durch Pigmentkörner bedingt, die im Zellplasma eingebettet sind (vgl. Fig. 7, Taf. XII). Zuweilen sind die Pigmentkörner so reichlich angehäuft, dass sie den Zellkern fast ganz verdecken. Dass in einer Ektodermzelle verschieden gefärbte Pigmente vorkommen, ist mir nicht bekannt, dagegen können sich die verschiedenen Zellen eines Thieres zuweilen in ihrer Färbung recht beträchtlich unterscheiden. Meist sind die Pigmentkörperchen kugelähnlich gestaltet, doch kommen auch scharfkantige unregelmässige Formen vor; ihre Grösse variirt öfters in ein und derselben Zelle recht beträchtlich.

Eine besondere Bedeutung besitzen nach Caullery (1895) die Ektodermzellen der beiden stoloartigen Fortsätze des hinteren Leibesendes bei *Distaplia*: sie functioniren als Nährzellen, indem sie das in Auflösung begriffene Zellmaterial der rückgebildeten Zooide des Stockes aufnehmen und verdauen. Die stoloartigen Leibesfortsätze erhalten dadurch die Bedeutung von Nährstolonen. Gerade bei *Distaplia* finden sehr häufig Rückbildungen der alten Zooide statt, und sie sind zuweilen so vollständig, dass sich im gemeinsamen Cellulosemantel des Stockes nur noch Knospenanlagen und jugendliche Thiere finden. Auf den ersten Anblick zeigen dann solche Cormen ein spongienähnliches Aussehen, und in der That sind sie auch von O. Schmidt für Schwämme (*Cellulophana pilleata*) gehalten worden. Der grösste Theil der rückgebildeten Zooide scheint allmählich aus dem Stocke ausgestossen zu werden, ein anderer wird von phagocytären Zellen im Mantel aufgezehrt und nur ein kleiner Rest wird wie todtes Nährmaterial von den Ektodermzellen der Nährstolonen aufgenommen. Die Zellen bilden bei diesem Process protoplasmatische, an die Secretfäden erinnernde Fortsätze, mit welchen sie die aufgelösten Gewebstheile umfassen (Fig. 3 *A*, Taf. XV) und in ihr Inneres allmählich einbeziehen. Die völlige Verdauung erfolgt dann intracellulär (Fig. 3 *B*, Taf. XV).

Ausser den bisher beschriebenen Zellen finden sich im Ektodermepithel noch andere eigenartig differenzirte Elemente in den Ocellen und ferner Sinneszellen. Sie werden im 6. Kapitel besprochen werden.

2. Das Ektodermepithel in der Region der beiden Körperöffnungen.

a. *Das Epithel der Mundhöhle und des Egestionscanals.*

In der Region der beiden Körperöffnungen erscheint häufig das flache Hautepithel etwas verdickt. An den Siphonalenden stülpt es sich nach innen ein, um sich am Grunde der Mundhöhle mit dem entodermalen Kiemendarm zu verbinden und an der Basis des Egestionskraters in das Cloakenepithel fortzusetzen (vgl. Textfig. 32, p. 212). Wieweit das Ektoderm der Mundhöhle reicht, lässt sich mit Sicherheit entwicklungsgeschichtlich nicht immer bestimmen, und auch das histologische Verhalten des Epithels gibt kein Mittel an die Hand, um eine scharfe Abgrenzung gegen das Entoderm des Kiemendarmes zu ermöglichen. Sicher gehört das Epithel, soweit es vom Cellulosemantel noch überdeckt wird, dem Ektoderm an (vgl. oben p. 211), und man wird daher, wie es auch die anatomischen Gründe nahe legen, am besten thun, die Tentakel als die hintere Grenze der Mundhöhle zu bezeichnen. Da das Cloakenepithel sowie die Peribranchialwände im Embryo aus zwei ektodermalen Einstülpungen entstehen, deren Ränder sich dorsal in der Medianebene zur unpaaren Egestionsöffnung vereinigen*), lässt sich eine scharfe Abgrenzung des Epithels der Cloake und des Egestionscanals in der Regel nicht durchführen; sie erscheint aber auch weniger wichtig, weil das Epithel in allen Theilen ektodermal ist. Bei den durch Knospung entstandenen Thieren sind dagegen allerdings die Peribranchialräume entodermalen Ursprungs. Auch die Cloake scheint dann überall zum allergrössten Theil vom entodermalen Epithel ausgekleidet zu sein, und nur der Egestionskrater in der nächsten Nachbarschaft der Oeffnung dürfte aus einer ektodermalen Einstülpung herstammen und deshalb vom cellulosehaltigen Mantelgewebe überdeckt erscheinen.

Der histologische Charakter des in die beiden Oeffnungen eingestülpten Ektoderms gleicht in hohem Maasse dem des äusseren Hautepithels, nur dass dieses in der Regel etwas dünner erscheint als jenes. Das Epithel des Egestionscanals und der Mundhöhle ist einschichtig, besteht aus flachen oder kleinen cubischen, oft auch prismatischen Zellen und scheidet zum Theil, wie an der Aussenseite des Körpers, über sich die cellulosehaltige Grundsubstanz für das Mantelgewebe aus. Die Zellen senden daher häufig Secretfäden aus.

Sowohl im Epithel der Mundhöhle als des Egestionscanals treten sehr häufig bestimmte Faltungen auf. Ausser den die ganzen Siphonen betreffenden, durch die Zahl der Lobi bestimmten Längsfaltungen, die im folgenden Abschnitt erwähnt werden sollen (vgl. Fig. 7, Taf. XV), finden sich bei vielen Formen andere mehr oder minder regelmässig

*) Auf den gegen diese Auffassung der ontogenetischen Vorgänge erhobenen Widerspruch wird in dem die Embryonalentwicklung behandelnden Kapitel hingewiesen werden.

verlaufende Längsfalten, die von dem allgemeinen strahligen Bauplan der Siphonenenden unabhängig zu sein scheinen. Unter den Cynthiiden sind solche Längsfalten besonders stark entwickelt, obwohl sich nicht alle Individuen einer Art in dieser Beziehung völlig gleichartig verhalten und der Verlauf und die Tiefe der Furchen auch zu verschiedenen Lebensaltern variiren können. Bei einigen *Microcosmus* (besonders *M. vulgaris* Heller) verläuft in der Medianebene dorsal eine namentlich bei alten Thieren tiefe Rinne, die seitlich von Längsfalten begrenzt wird, sich durch die ganze Länge des Mundcanals erstreckt und nach hinten bis zur Flimmergrube fortsetzt (Heller; vgl. hier auch Fig. 12, Taf. XIX).

Von grösserer Wichtigkeit sind bestimmte horizontal verlaufende Ringfaltungen des Innenepithels beider Siphonen. In der Mundhöhle findet sich, abgesehen von vereinzelt da und dort auftretenden, im Verlaufe und Vorkommen ziemlich unbeständigen Falten, constant im hinteren Theile eine mehr oder minder mächtige Ringfalte, an welcher sich die Tentakel inseriren und an der der eingestülpte Cellulosemantel gewöhnlich endigt. Unter dem Namen Tentakelträger ist weiter unten (p. 275) dieses Gebilde näher beschrieben worden; sein Innenrand faltet sich namentlich bei Cynthien zu dem eigenthümlichen Zellbelag ein, der das Hinterende des die Mundhöhle auskleidenden Cellulosemantels von hinten her überwächst. Dieser epithelialen Faltung ist bereits oben (p. 212) gedacht worden. (Vgl. für *Cynthia papillosa* Textfig. 33, p. 213.)

So wie in der Mundhöhle der Tentakelträger findet sich auch an der Basis des Egestionscanals sehr weit verbreitet eine Ringfalte der epithelialen Wandung. An ihrem vorderen Rand befestigt sich fast immer das hinterste Ende des den Egestionscanal auskleidenden cellulosehaltigen Mantelgewebes (vgl. Fig. 3, Taf. XI). Das Epithel dieser Ringfalte unterscheidet sich stets von dem der Cloakenhöhle und der Peribranchialräume und zuweilen auch von dem des vorderen Egestionscanals durch beträchtlich dickere und höhere prismatische Zellen. Der innere Rand ist namentlich im contrahirten Zustande meist nicht glatt, sondern wellenförmig und so gestaltet, dass die Bezeichnung als Krause gerechtfertigt erscheint. Bei einigen Formen erfährt die Krause des Egestionscanals eine weitere Entwicklung und bildet sich zu einem ziemlich umfangreichen, den Canal unvollständig abschliessenden Diaphragma aus. Das ist besonders bei der Gattung *Ctenicella* der Fall, wo die Ringfalte gelegentlich (*Ctenic. appendiculata*) ein mächtiges zweilappiges Gebilde darstellt (Lacaze-Duthiers), an dessen Bildung allerdings auch das Hinterende des eingestülpten Cellulosemantels sich zu betheiligen scheint.

b. *Die Lobi.*

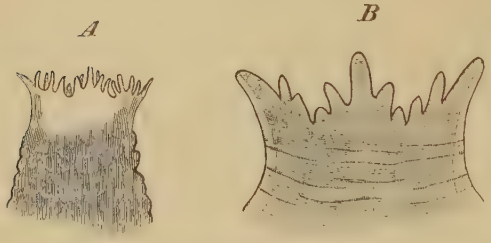
Die Ränder der beiden Körperöffnungen erscheinen bei vielen Formen glatt, in geöffnetem Zustande kreisförmig klaffend (*Clavelina*, *Corynascidia*, *Hypobythius*). In den meisten Fällen aber erheben sie sich in Zacken

und Lappen, die als Zähne oder besser als Lobi bezeichnet werden (dents, rayons ou festons buccaux et anaux der französischen Autoren)*).

Die Lobi sind sowohl an der äusseren wie an der in die Mundhöhle führenden Seite vom Cellulosemantel bedeckt (vgl. Fig. 4 und 5, Taf. XII). Unter dem Mantel liegt jederseits das einschichtige Hautepithel, und der von diesem umschlossene Divertikel der primären Leibeshöhle führt neben Bindegewebszellen reichliche Längs- und Ringmuskelfaserzüge, welche dem ganzen Gebilde eine hohe Beweglichkeit verleihen und den Verschluss der Oeffnungen ermöglichen.

Die in regelmässiger Anordnung die Körperöffnungen umstellenden Lobi verleihen den Siphonen einen radiären Typus. Dieser betrifft häufig nicht nur die äussersten Enden, sondern erstreckt sich weiter nach hinten über einen mehr oder minder grossen Theil oder selbst über die ganze Länge der Siphonen. Der strahlige Bau tritt hier besonders im contrahirten Zustande der Siphonen deutlich hervor und äussert sich darin, dass deren gesammte Wandung in einer durch die Zahl und die Stellung der Lobi genau bestimmten Weise regelmässig gefaltet erscheint und zwar so, dass in der Regel jeder Lobus über einer an der Aussenseite des Siphos verlaufenden Furche sitzt. Während die Ringmuskeln als continuirliche, aber gefaltete Bänder die ganze Mundhöhle umkreisen, stehen die Längsmuskeln, oft in eine äussere und innere Lage gesondert, in radialen, beziehungsweise interradialen Gruppen angeordnet (Fig. 7, Taf. XV).

Fig. 48.



A Mundsipho von *Ctenicella appendiculata* Heller. *B* Egestionssipho von *Ctenicella Lanceplaini* Lac.-Duth. (Nach Lacaze-Duthiers.) *B* stärker vergrössert.

Die Form der Lobi ist meist dreikantig und spitzbogenähnlich; häufig erfolgt auch eine mehr oder minder starke Abflachung zu einem Rundbogen. Die Ränder der Lobi sind fast immer ziemlich glatt oder höchstens mikroskopisch fein und unregelmässig gewellt. Bei *Fragaroides aurantiacum* Maurice spaltet sich das verbreiterte Ende jedes Lobus wieder in drei Läppchen. Zuweilen erscheinen die Lappen an beiden Oeffnungen in gröbere, schon dem blossen Auge sichtbare Fransen gespalten, wie das bei der Gattung *Ctenicella* und bei Savigny's *Cynthia dione*, die Herdman (1882, p. 6 u. 60) für eine *Molgula***) hält, der Fall ist (vgl. Textfig. 48).

*) Savigny's Bezeichnung „tentacules de l'orifice branchial ou anal" ist neuerdings ziemlich allgemein verlassen worden; sie ist auch in der That leicht geeignet, Verwechselungen mit den Mundtentakeln hervorzurufen.

**) Schon Lacaze-Duthiers (1877) hat darauf aufmerksam gemacht, dass der innere Bau der *Cynthia dione* eine ganz auffallende Uebereinstimmung mit dem Molguliden-Typus

Wo an beiden Körperöffnungen Lobi vorhanden sind, gleichen sie sich in der Regel in mehr oder minder hohem Maasse. Zuweilen aber weichen ein oder mehrere Atriallobi in bemerkenswerther Weise ab. Diese sind nämlich nicht immer alle gleich gestaltet, sondern einige erweisen sich zuweilen recht eigenartig differenzirt. Das ist bei mehreren Synascidien der Fall und erklärt sich daraus, dass die vorderen Lobi bei der Bildung der gemeinsamen Cloakenräume des Stockes sich betheiligen können. So sind z. B. die drei vorderen Lappen bei *Synoicum* beträchtlich grösser als die drei hinteren, weil sie wesentlich an der Herstellung des gemeinsamen Cloakendaches participiren; bei *Circinalium concrescens* verhält es sich ganz ähnlich, und es können hier die kleineren hinteren Lobi ganz verloren gehen. Sehr häufig erscheint bei Synascidien der vordere mediane Atriallobus zu einem umfangreichen zungenförmigen und selbst tentakelähnlichen, zuweilen (*Amaroucium simplex* Sluit.) in drei Zipfel auslaufenden Gebilde umgestaltet, das als Analzunge (languette anale ou cloacale) bezeichnet wird und das in einfachen oder directen Systemen das Dach der gemeinsamen Cloake bildet, in den indirecten zuweilen als Stütze für die Canalwände des Cellulosemantels dient (vgl. oben p. 182 u. fg.). Neben der Analzunge können entweder kleinere Lobi erhalten bleiben, oder es ist der übrige Randtheil der Egestionsöffnung glatt. In manchen Fällen dürfte wohl die Analzunge nicht nur einem Lobus entsprechen, sondern aus der Verschmelzung mehrerer hervorgegangen sein.

Die Zahl der Lobi ist im allgemeinen zuweilen selbst innerhalb grösserer Gruppen für beide Körperöffnungen ziemlich fest bestimmt und gilt als ein wichtiges systematisches Merkmal. So charakterisiren sich die Cynthiidae durch vier Lobi um jede der beiden Oeffnungen, die Molgulidae durch sechs Mund- und vier Atriallobi, während die Ascidiidae im allgemeinen acht Mund- und sechs Atriallobi besitzen. Doch kommen zahlreiche Ausnahmen vor, wie z. B. *Chelyosoma* so wie an der Egestionsöffnung auch am Munde nur sechs Lappen trägt, während *Corynascidia* und *Hypobythius* der Lobi ganz entbehren. *Culeolus* und *Fungulus* haben eine dreikantige Mund- und eine zweilappige Egestionsöffnung. Weniger constant als bei den einfachen Ascidien ist die Lappenzahl in den grösseren Gruppen der Cormascidien. Aus dem die Systematik behandelnden Kapitel wird sich das später leicht entnehmen lassen, sodass hier auf speciellere Fälle nicht weiter eingegangen zu werden braucht.

Innerhalb einer Gattung gilt die Zahl der Lobi als constant. Nur vereinzelt findet sich zuweilen in manchen Gattungen ein oder die andere

zeigt, und dass die gefransten Lobi auf die Gattung *Ctenicella* hinweisen. Doch steht dieser Identificirung im Wege, dass Savigny für seine *C. dione* ausdrücklich vier Mundlobi beschreibt, was auf eine Cynthiide und nicht auf eine Molgulide deutet, wenn nicht ein Beobachtungsfehler vorliegt. Bei der Untersuchung eines stark contrahirten conservirten Thieres könnte ein solcher selbst einem so erfahrenen Beobachter wie Savigny wohl begegnen, doch spricht dagegen, dass Savigny seine *Cynthia* mit Forskal's *Ascidia quadridentata* identificirt. Diese zeigt aber (Icones rerum naturalium, Taf. 27, Fig. *E*) am uncontrahirten ausgestreckten Mundsipho deutlich vier gefranste Lobi.

Species, die eine Ausnahme macht. Von den wenigen zum Genus *Pachychlaena* gehörenden Formen zeigt eine (*P. oblonga* Herd.) statt der normaler Weise sonst vorhandenen sechs Egestionslappen nur vier. Allerdings könnte hier auch nur eine individuelle Variation vorliegen, da die betreffende Art nur in einem einzigen Exemplare durch die Challenger-Expedition bekannt geworden ist. Die zwei Arten der Gattung *Abyssascidia* unterscheiden sich an beiden Oeffnungen durch die Zahl der Lobi. Die eine (*A. Wyvillii*) trägt um den Mund zwölf, um die Egestionsöffnung acht Lappen, die andere (*A. vasculosa*) nur acht, beziehungsweise sechs (Herdman). Aehnliche Verschiedenheiten finden sich auch bei verschiedenen Species der Gattung *Rhopalaea*, wo sechs oder acht Mundlappen und zwölf oder acht Lobi um die Egestionsöffnung vorkommen, und bei *Rhodosoma*, wo sieben oder acht Mundlobi angetroffen werden*). Auch im Genus *Ascidia* gibt es Formen (*A. compta* Sluit.) mit sieben statt acht Mundlappen.

Besonders erwähnenswerth sind individuelle Verschiedenheiten in der Form und Zahl der Lobi, die bei mehreren Formen nachgewiesen worden sind. Wie oben (p. 183) schon erwähnt wurde, finden sich bei *Circinalium* nur bei gewissen Individuen drei vordere grössere und drei kleinere hintere Atriallobi vor. Die hinteren Lobi werden in der Regel wieder nach und nach rückgebildet, wenn die Einzelthiere zur Bildung von Systemen zusammentreten, und selbst die vorderen Lappen können allmählich alle schwinden, sodass der Rand der Egestionsöffnung glatt erscheint (Giard).

Mehrere individuelle Abweichungen von der normalen Zahl der Lobi erwähnt Herdman. Bei *Ascidia meridionalis* Herd. trägt der Mundsipho nicht immer acht, sondern gelegentlich auch sieben oder neun Lappen; bei *Styela convexa* Herd. zeigen beide Oeffnungen statt der dem Genus normaler Weise zukommenden vier Lobi eine grössere Zahl, weil ein resp. zwei accessorische hinzukommen**).

Die wirkliche Zahl der vorhandenen Lobi lässt sich zuweilen bei nur äusserer Betrachtung des Thieres nicht richtig bestimmen. Es können nämlich regelmässig verlaufende secundäre Längsfurchen oder wulstförmige Verdickungen an der Aussenseite des Cellulosemantels im Bereiche der Lappen auftreten, sodass diese sich nicht mehr sicher abgrenzen lassen.

*) Es ist zweifelhaft, ob die verschiedene Zahl der Mundlappen bei *Rhodosoma* nicht auch als individuelle Variation zu deuten ist.

**) Wenn ich hier die grössere Zahl der Lobi von *Styela convexa* als eine individuelle Variation anführe, darf ich das nur als wahrscheinlich hinstellen. Von der Challenger-Expedition wurde nur ein Exemplar dieser Species erbeutet, sodass diese Eigenthümlichkeiten auch Artmerkmale sein könnten. — Nach der Beschreibung Herdman's (1882) besitzt *Abyssascidia Wyvillii* um den Mund 12—14, an der Egestionsöffnung acht bis neun Lobi. Ich möchte aber daraufhin doch nicht diese Art als ein Beispiel für die Inconstanz der Lobizahl hier anführen, weil auch von dieser Species nur ein Thier im Challenger-Material aufgefunden wurde und daher Herdman's Darstellung nur so gedeutet werden kann, dass die Lobi an beiden Oeffnungen sich nicht genau zählen liessen. Später (1891) gibt dann Herdman selbst zwölf und acht als die Zahl der Lobi an.

So berichtet Sluiter (1895), dass die Siphonen zweier malayischen *Polycarpa* (*P. capitosa* und *P. palinorsa*) statt der in Wirklichkeit vorhandenen vier Lobi scheinbar acht beziehungsweise sechs zeigen. Ein ganz Aehnliches gilt nach Herdman für *Styela grandis*, die äusserlich so wie eine *Ascidia* acht Mund- und sechs Atriallobi erkennen lässt, während doch stets nur vier Principallobi vorhanden sind und die übrigen durch accessorische Faltungen hervorgerufen werden.

3. Die Tentakel.

a. *Die Mundtentakel.*

Im hinteren Theile der Mundhöhle erheben sich die Tentakel (tentacules coronaux, filets, filaments tentaculaires; branchial filaments). Sie bilden sich da, wo die ektodermale Mundbucht des Embryos in das Entoderm des Kiemendarmes übergeht, sodass sich der Antheil, den beide Keimblätter nehmen, nur schwer scharf abgrenzen lässt. Dass auch das innere Keimblatt, in gewissen Fällen wenigstens, sich an der Tentakelbildung betheiligt, geht schon daraus hervor, dass diese abnormer Weise früh im Entodermepithel beginnen kann, bevor noch die Mundbucht zum Durchbruch gelangt ist. Für eine entodermale Betheiligung spricht auch die vom normalen Verhalten allerdings stark abweichende Lage des Tentakelkranzes bei *Abyssascidia Wyvillii*. Hier erscheinen die ventralen Tentakel so weit nach hinten verschoben, dass sich direct am Vorderende des Endostyls jederseits ein Tentakelpaar inserirt. Bei manchen Formen scheint dagegen das ganze Tentakelepithel dem Ektoderm anzugehören. Wenn ich die Tentakel an dieser Stelle hier behandle, so geschieht es vornehmlich aus dem Gesichtspunkte, dass diese Gebilde jedenfalls ursprünglich phylogenetisch aus dem äusseren Keimblatt hervorgegangen sind.

Der Bau der Tentakel. Dem Bau nach werden zwei Typen der Tentakel unterschieden: die einfachen und die zusammengesetzten Tentakel.

a. Die einfachen Tentakel sind finger- oder schlauchförmige, in die Mundhöhle ragende Ausstülpungen des einschichtigen Epithels. Sie umschliessen Divertikel der primären Leibeshöhle und sind wie diese mit einer Gallerte erfüllt, deren Lückenräume die Blutbahnen darstellen. In jedem Tentakel findet sich mindestens eine Blutbahn, häufig sind zwei oder mehrere vorhanden, in denen die Flüssigkeit in entgegengesetzten Richtungen strömt. In der Gallerte ruhen neben ausgewanderten Blutzellen fixirte Bindegewebs- und Muskelzellen. Die Muskulatur ist immer nur sehr spärlich entwickelt und bisher meist überhaupt nicht bemerkt worden. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie in vielen Fällen ganz fehlen möchte, und dass die Bewegung der Tentakel ausschliesslich in der oben (p. 214) angedeuteten Weise durch die Leibesmuskel und den Cellulosemantel bewirkt wird. In den einfachen Tentakeln dürften wohl stets nur feine Längsmuskelfasern vorkommen.

Die epitheliale Wand des einfachen Tentakels kann ganz glatt oder längs gefaltet, resp. mit Längsrinnen versehen sein. Wenn auch in der Regel eine bestimmte Species immer nur eine ganz bestimmte Tentakelform zeigt, so können doch auch glatte und cannelirte Tentakel nebeneinander vorkommen, ja derselbe Tentakel kann sich an den verschiedenen Stellen abweichend verhalten. (Vgl. die beiden Querschnitte durch zwei Mundtentakel von *Clavelina lepadiformis*, Fig. 9, Taf. XV.) Wo die Wand glatt ist, erscheint das Epithel im Querschnitt kreisähnlich oder elliptisch und besteht aus einer Schicht ziemlich gleichartiger Zellen. Diese sind im basalen Tentakelabschnitt häufig beträchtlich flacher als in der Nähe des freien Endes, wo sie prismatische Form annehmen können. Die längsgefalteten Tentakel zeigen in den Querschnitten sehr verschiedene Bilder, und das Epithel setzt sich auf der gleichen Höhe in der Regel aus ansehnlich verschieden geformten Zellen zusammen (Fig. 9 *B*, Taf. XV). In allen Tentakeln besitzen weitaus die meisten Zellen der Wandung den indifferenten Charakter von Epithelzellen, deren vornehmlichste Aufgabe es ist, eine schützende äussere Grenzschicht für ein Organ darzustellen. Daneben finden sich aber noch im Tentakelepithel Flimmerzellen (Fig. 9 *B*, Taf. XV) und endlich auch Sinneszellen, auf die in einem späteren Kapitel noch hingewiesen werden wird.

b. Die zusammengesetzten oder verzweigten Tentakel sind wesentlich complicirter gestaltet, wenngleich die einfachsten unter ihnen zu der einfachen Tentakelform mit cannelirten Wandungen hinüberführen. Sie zeichnen sich, wie schon der Name besagt, dadurch aus, dass sie nicht einen einfachen Schlauch darstellen, sondern dass von einem Hauptstamm Seitenzweige ausgehen, die selbst wieder verästelt sein können. Die Reichhaltigkeit der Verzweigungen wechselt zwar bei den verschiedenen Tentakeln eines Thieres mehr oder minder beträchtlich, im allgemeinen aber zeigen doch viele Gattungen und Arten bestimmte charakteristische Tentakelformen. Bei *Cynthia sigillata* Lac. u. Del. bilden z. B. die Seitenzweige jederseits nur eine Reihe kleiner Papillen. Relativ arm an Seitenästen sind die Mundtentakel von *Cynthia papillosa* (Fig. 11, Taf. XV zeigt einen schlanken Tentakel mittlerer Grösse abgebildet), reich verzweigt die von *Molgula echinosiphonica* Lac. (Fig. 1, Taf. XVI), und es gibt noch üppigere, buschähnlich gestaltete Formen (*Molgula* [*Gymnocystis*] *ampulloides*).

Der complicirten äusseren Form entspricht auch ein verwickelterer Bau der Innentheile. Die Blutbahnen sind ausserordentlich viel reicher als in den einfachen Tentakeln und bilden, wie zuerst Lacaze-Duthiers durch Carmin-Injectionen für *Molgula* (*Anurella*) *roscovita* und *M.* (*Gymnocystis*) *ampulloides* nachgewiesen hat, ein complicirt verästeltes capillares Lacunensystem (vgl. hier auch die Querschnitte Fig. 2 und 3, Taf. XVI). Auch die Mesenchymzellen, die sich in der Regel ähnlich wie in den einfachen Tentakeln verhalten, sind zuweilen mannigfaltiger differenzirt, indem sie Kalkspicula bilden können, die die Tentakelhöhle erfüllen

und dem ganzen Gebilde eine grössere Festigkeit, aber geringere Biegsamkeit verleihen (*Culeolus Murrayi* Herd., *Cynthia sacciformis* Drasche).

Die epitheliale Wand des zusammengesetzten Tentakels scheint im Querschnitt nirgend einfach kreisförmig zu sein, sondern stets ein complicirteres Bild darzubieten. Das kommt daher, dass der Tentakel fast auf seiner ganzen Länge sich in zwei nebeneinander verlaufende Theile sondert: in einen vorderen und einen hinteren*). Bei allen mir bekannten *Molgula*- und *Cynthia*-Arten stellt der hintere einen umfangreichen Schlauch dar, dessen Wandungen eine Anzahl gröbere lappenförmige Ausstülpungen treiben können, während der vordere einen beträchtlich engeren Canal umschliesst und die selbst wieder verästelten Seitenzweige entspringen lässt (Fig. 11, Taf. XV; Fig. 1, Taf. XVI). Die Verbindung zwischen den beiden Abschnitten ist stets eine sehr innige, doch an den verschiedenen Stellen selbst ein und desselben Tentakels auffallend verschieden gestaltet (vgl. die Durchschnitte in Fig. 2 u. 3, Taf. XVI). Bei *Eugyra kerguelenensis* Herd. scheint im hinteren Tentakeltheil das Lumen seitlich sehr stark comprimirt zu sein, sodass die Wände aneinandergepresst sind und membranartig herabhängen (Textfigur 49 *B*).

In histologischer Beziehung stimmt das Epithel der zusammengesetzten Tentakel mit dem der einfachen völlig überein, und es fehlt oft eine grössere Mannigfaltigkeit der Differenzirung, auf die man aus den reichen dendritischen Verzweigungen vielleicht zu schliessen geneigt sein möchte. Häufig zeigen sich in den Querschnitten die Zellen fast durchaus gleichartig (Fig. 2 u. 3, Taf. XVI); in anderen Fällen besteht ein auffallenderer, schon durch die Färbung bemerkbarer Unterschied zwischen beiden Tentakeltheilen (*Molgula roscovita*, nach Lacaze-Duthiers).

Tentakelträger. Fast immer stehen alle Tentakel eines Thieres in einem Kreise angeordnet, sodass man von einem Tentakelkranz (couronne tentaculaire) spricht. Die einzelnen Tentakel sitzen dann einer ringförmigen, nach innen vorspringenden Falte des Mundepithels auf, die am besten als Tentakelfalte oder Tentakelträger (cercle coronal von Lacaze-Duthiers) bezeichnet werden kann. Dieser Tentakelträger zeigt bei verschiedenen Formen einen sehr verschiedenen Grad der Ausbildung und ist bei kleinen Thieren von den eigentlichen Basaltheilen der Tentakel oft kaum scharf abzugrenzen. Bei grossen Formen erweist er sich zumeist recht deutlich ausgeprägt, führt eine wohl ausgebildete Ringmuskulatur und circuläre Blutbahnen, und in der die primäre Leibeshöhle erfüllenden Gallerte liegen Bindegewebszellen (Fig. 10, Taf. XV). An seiner vorderen Wand setzt sich der hintere Rand des eingestülpten

*) Bei dieser Orientirung sind die Tentakel in horizontaler Richtung ausgespannt gedacht, sodass sie den Eingang in den Kiemendarm wie Reusen unvollkommen abschliessen. Die vordere Tentakelwand ist dann nach aussen gegen die Mundöffnung, die hintere gegen den Kiemendarm gerichtet. Doch erfolgt häufig eine mehr oder minder ausgeprägte Drehung des Tentakels um seine Axe, und die Lage der Tentakelwände erscheint dann an der Spitze anders als an der Basis, wo sie ungestört bleibt.

Cellulosemantels fest, und bei einigen Formen scheint das Cellulosegewebe sich zwischen den Tentakelbasen hindurch über den inneren Rand des Tentakelträgers bis auf dessen Hinterwand vorschieben zu können. Seine grösste Entfaltung dürfte der Tentakelträger in den Gattungen *Cynthia* und *Microcosmus* erfahren. Der Innenrand wächst hier, wie es bereits bei *Ciona intestinalis* angedeutet ist (vgl. Fig. 10, Taf. XV), in horizontaler Richtung mächtig gegen die Hauptaxe des Körpers zu, überdeckt die Tentakelbasen vollständig und entwickelt sich zu einem Diaphragma ähnlichen Gebilde, das sich vor den Tentakeln horizontal ausbreitet und als „Ringmembran" von früheren Autoren beschrieben wurde. Bei *Cynthia papillosa* bleibt das Diaphragma verhältnissmässig klein und wird durch die bereits im vorigen Kapitel (p. 213) erwähnte Epithelialfalte gebildet, die man mit Unrecht als den Rest eines ursprünglichen an der Aussenseite des Cellulosemantels vorhandenen Ektodermepithels gedeutet hat. Als ein zweiter Theil des Diaphragmas tritt hinzu der wulstförmig verdickte oder zu einer horizontalen Membran ausgebreitete Hinterrand des die Mundhöhle auskleidenden Cellulosemantels, der die Epithelialfalte von vorn bedeckt (vgl. hier die Textfigur 33 auf p. 213). Bei anderen Cynthideen (besonders *Microcosmus vulgaris* Heller) erscheint die sog. Ringmembran umfangreicher und namentlich breiter entwickelt, sodass ein freilich nur unvollständiges Septum zwischen Mund- und Kiemenhöhle entsteht. Der innere Rand des Diaphragmas kann wellenförmig ausgebuchtet und mit vorspringenden Zipfeln versehen sein, und diese erreichen zuweilen eine so bedeutende Ausdehnung, dass sie sich schon bei mässiger Contraction des Mundsiphos in der Mitte berühren (Fig. 12, Taf. XIX). So verschliessen sie den Eingang in die Kiemenhöhle in der Weise, dass nur zwischen den Zipfeln und Einbuchtungen schmale Spalten bestehen bleiben. Die oben erwähnte mächtige Ringmuskulatur an der Basis des Tentakelträgers ermöglicht jeden beliebigen Grad der Contraction und eine willkührliche Regulirung der Weite des einführenden Canals und daher auch der Stärke des Wasserstroms.

Anordnung der Tentakel. Nur ganz ausnahmsweise ist die Tentakelzahl eine verhältnissmässig so bedeutende, dass die Weite der Mundhöhle nicht ausreicht, um alle in einem Kranze sich anordnen zu lassen. Bei *Distoma adriaticum* Drasche sind ungefähr 50 dichtgedrängte Tentakel vorhanden, die, an Grösse von hinten nach vorn abnehmend, drei Reihen bilden (Drasche). In ähnlicher Weise stehen auch die 32 Tentakel von *Glossophorum sabulosum* in drei Cyclen. Bei *Clavelina lepadiformis* sind die Tentakel in zwei Kränze angeordnet. Ungefähr acht grössere bilden einen weiteren Kreis und entspringen tiefer im Inneren der Mundhöhle; doch ist ihre Entfernung vom Mundeingang nicht überall die gleiche*). Bei *Cl. borealis* sind ebenfalls zwei Kränze von je circa 12

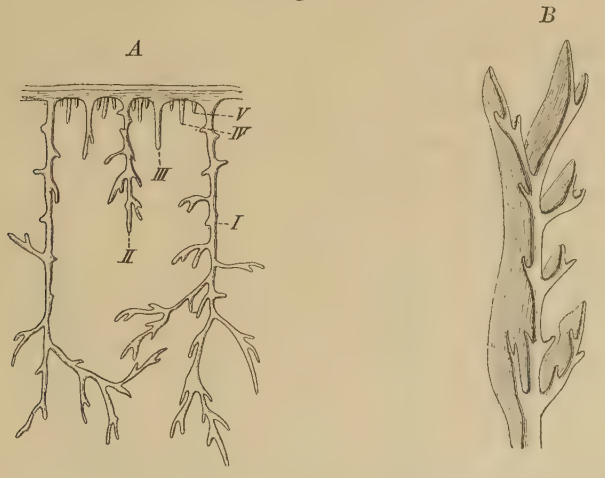
*) In den Beschreibungen der früheren Autoren finde ich das nicht erwähnt, doch zeigen alle meine mediterranen Formen dieses Verhalten.

Tentakeln vorhanden, und auch bei *Perophora banyulensis* bilden nach Lahille die Mundtentakel mehrere Cyclen.

Die Grösse der Tentakel ist selbst in ein und demselben Thiere meist ausserordentlich verschieden. Es fehlen zwar auch nicht solche Formen, bei denen alle Tentakel gleich oder doch nahezu gleich lang sind, wie das besonders häufig dann der Fall ist, wenn die Tentakelzahl eine geringe ist und etwa 8—16 beträgt; doch auch bei grösserer Anzahl können alle Tentakel gleiche Länge besitzen (*Polycarpa pedata* mit 25 gleichlangen Tentakeln — Herdman).

Wo sehr verschieden lange Tentakel auf einem Kranze nebeneinanderstehen, ist die Stellung der grossen sehr häufig eine ganz bestimmte. Zuweilen steht ein grösster Tentakel in der Medianebene dorsal (*Culcolus Murrayi* und *C. Wyville-Thomsoni* Herd.), manchmal noch ein zweiter ventral (*Fragaroides aurantiacum* Maurice); übrigens sind in diesen Fällen auch noch die übrigen seitlichen Tentakel von verschiedener Länge. Bei *Polycyclus violaceus* Drasche stehen die zwei grössten Tentakel seitlich, je einer rechts und links. Am häufigsten aber findet sich bei

Fig. 49.



Mundtentakel von *Eugyra kerguelenensis* Herd. (Nach Herdman.) *A* Ein Theil des Tentakelkranzes. $^{50}/_{1}$. *B* Spitze eines grossen Tentakels erster Ordnung stärker vergrössert. $^{180}/_{1}$. I—V die fünf Ordnungen der Tentakel.

regelmässiger Tentakelstellung ein gesetzmässiges Alterniren der grösseren und kleineren Tentakel (vgl. Fig. 8, Taf. XV). Je nach der Länge unterscheidet man Tentakel erster, zweiter, dritter und folgender Ordnung. Bei typisch regelmässiger Anordnung ist die Anzahl der Tentakel erster und zweiter Ordnung gleich, die der dritten Ordnung doppelt so gross als jede der früheren u. s. w. Doch können zwischen zwei grösseren Tentakeln auch zwei oder mehrere kleinere gleicher Ordnung eingeordnet sein. Häufig aber erscheint diese Regelmässigkeit an verschiedenen Stellen des Tentakelkranzes mehr oder minder auffallend gestört.

Als ein Beispiel für eine besonders regelmässige Tentakelanordnung habe ich eine Zeichnung von *Eugyra kerguelenensis* Herd. als Textfigur 49 hergesetzt. Es lassen sich fünf verschiedene Tentakelgrössen unterscheiden; ihre Anordnung zwischen je zwei der zwölf Tentakel erster Grösse ist durch folgendes Schema gekennzeichnet:

I—V—IV—V—III—V—IV—V—II—V—IV—V—III—V—IV—V—I.

Das Auffallende ist hier bei *Eugyra*, wie auch in manchen anderen Fällen, dass nur die Tentakel erster und zweiter Ordnung den zusammengesetzten Typus repräsentiren, die kleinen aber einfach sind. Unter diesen zeigen wieder die grössten der dritten Ordnung die Tendenz, sich an den Spitzen zu gabeln. Da stets die zusammengesetzten Tentakel entwicklungsgeschichtlich sich als einfache zapfenförmige Ausstülpungen der epithelialen Wand anlegen, liegt die Deutung auf der Hand, überall da, wo neben grossen verzweigten Tentakeln kleine einfache vorkommen, diese als später aufgetretene jugendliche Entwicklungsstadien aufzufassen, deren Weiterbildung einen Stillstand erfahren hat*).

In den meisten Fällen ist die Länge auch der grössten Tentakel verhältnissmässig nur so gering, dass die Gebilde stets in der Mundhöhle verborgen bleiben. Das ist natürlich auch dadurch mit bedingt, dass der Tentakelträger tief unten am Grunde eines langen Mundcanals entspringt. Zuweilen aber werden die grössten Mundtentakel so lang, dass sie aus der Ingestionsöffnung herausragen (*Diplosoma crystallinum* Giard nach Drasche; *Eucoelium* nach Savigny).

Die winzig kleinen zapfenförmigen Tentakel, die in den Zwischenräumen zwischen den grossen vorkommen, messen nur Bruchtheile eines Millimeters und sind ohne Vergrösserungen nicht zu entdecken. Auch die zumeist nur eine gesammte Leibeslänge von wenigen Millimetern erreichenden Zooide der Synascidien besitzen fast immer Tentakel, die weit hinter 1 mm Länge zurückbleiben. Bei den grösseren Monascidien sind Tentakel von 1—3 mm sehr häufig zu finden, und auch 5 mm lange gelten zwar schon als besonders gross, sind aber keine aussergewöhnliche Erscheinung. Zu den grössten bekannten Tentakeln gehören die von *Cynthia praeputialis* Heller (7 mm), *Culeolus recumbens* Herd. (9 mm), *Culeolus Murrayi* Herd. (12 mm), *Microcosmus Herdmani* Drasche (13 mm).

Die Zahl der Tentakel erweist sich bei den verschiedenen Species überaus verschieden. Sie ist im allgemeinen bei den Synascidien beträchtlich geringer als bei den Monascidien, denn bei jenen überschreitet sie nur selten 16 (*Goodsiria placenta* circa 50 Tentakel; vgl. Textfigur 50), während sie bei diesen nicht häufig so tief herabsinkt (*Molgula* (*Anurella*) *roscovita* und *solenota* mit 12—14 Tentakeln, ebenso einige *Cynthia* und *Microcosmus* mit 12 oder noch weniger, *Molgula* (*An.*) *Bleizi* mit nur 10).

*) Für diese Auffassung spricht auch die Beobachtung Lacaze-Duthiers' (1877), dass bei gewissen Molguliden nur in grossen alten Thieren die einfachen intermediären Zapfen zwischen den zusammengesetzten Tentakeln vorkommen.

Die geringste Tentakelzahl ist zwei (*Polycyclus cyaneus* mit zwei grossen, zahnartigen, seitlich gestellten Tentakeln — nach Drasche). Vier Tentakel finden sich gelegentlich bei *Botrylloides perspicuum* Herd., 8—12 oder 16 sind bei den meisten Synascidiengattungen zu zählen. Für die grösseren Monascidien darf man im allgemeinen als die verbreitetste Tentakelzahl 24—48 nennen; höhere Zahlen bis zu 100 fallen immerhin schon als ungewöhnlich auf (*Polycarpa rugosa* Drasche über 60, *Polycarpa viridis* Herd. c. 70), und mehr als c. 100 Tentakel finden sich nur selten (*Chelyosoma productum* Stimpson, *Corella Novarae* Drasche, *Eugyra kerguelenensis* Herd.). Bei *Cynthia formosa* Herd. steigt die Tentakelzahl, die kleinen zapfenförmigen Gebilde mitgerechnet, über 200.

Um einen leichten Ueberblick darüber zu gewinnen, wie die Gesammtzahl sich auf die Tentakel der verschiedenen Ordnungen vertheilt, möchte es sich empfehlen, nicht nur die Gesammtsumme, sondern auch, als einzelne Glieder der Reihe, die Tentakelzahl jeder Ordnung anzuführen. Für *Eugyra kerguelenensis*, deren Tentakelstellung oben schon (p. 278) charakterisirt wurde, liessen sich demnach, da 12 Tentakel erster Ordnung vorhanden sind, folgende Zahlen geben:

12 (I) + 12 (II) + 24 (III) + 48 (IV) + 96 (V) = 192 Tentakel.

Die in Klammern gesetzten, die Ordnungen der Tentakel bezeichnenden Zahlen können, ohne dass ein Missverständniss zu befürchten ist, weggelassen werden, wenn die aufeinanderfolgenden Zahlen stets für einen Tentakelcyklus von geringerer Länge gelten.

Die Tentakelzahl, sowohl in ihrer Gesammtheit als auch die der einzelnen Ordnungen, stellt sehr oft ein Multiplum von vier dar, und die Vertheilung ist dann in der Regel eine so gleichmässige, dass sie sich in jedem Quadranten des Tentakelkranzes wiederholt. Nicht selten beträgt aber auch die Gesammtzahl eins mehr oder weniger als ein Multiplum von vier (*Polycarpa pedata* Herd. mit 25 gleichlangen Tentakeln). Zuweilen ist zwar die Gesammtzahl durch vier theilbar, aber nicht die Tentakelzahl in den einzelnen Ordnungen, sodass die Quadranten des Kranzes sich nicht mehr vollständig gleichen. So ergeben sich z. B. nach Herdman's Beschreibung die folgenden Tentakelformeln: für *Rhabdocynthia papietensis* und *Styela flava* 15 + 15 + 30 = 60, für *Rhabdocynthia complanata* 9 + 9 + 18 = 36, für *Amaroucium pallidulum* 10 + 10 = 20. *Molgula* (*Anurella*) *simplex* hat Tentakel zweierlei Grösse; in jeder Ordnung wird das Multiplum von vier nicht mehr genau erreicht, denn die Formel lautet: 11 + 11 = 22.

In den hier angeführten Formeln zeigen die Tentakelzahlen der verschiedenen Ordnungen eine ganz bestimmte Gesetzmässigkeit. Sehr häufig ist das aber für die kleineren und kleinsten Tentakel nicht mehr der Fall (*Microcosmus propinquus* Herd. 6 + 6 + 8 = 20), und auch da, wo nur Tentakel von zwei Ordnungen vorkommen, kann für jede die Zahl ganz verschieden und die Anordnung ganz unregelmässig sein (*Microcosmus Julini* Drasche).

Schon aus den hier angeführten Zahlen lässt sich entnehmen, dass zwischen der Anzahl der Tentakel einer Ascidie und der systematischen Stellung häufig keinerlei Zusammenhang besteht. Bei den verschiedenen Species einer Gattung kann die Tentakelzahl innerhalb sehr weiter Grenzen schwanken. Auch für eine Species ist die Zahl durchaus nicht immer constant. Am häufigsten ist das noch der Fall bei den Synascidien, unter denen sogar zuweilen alle Species einer Gattung eine bestimmte, freilich immer nur geringe, Tentakelzahl aufweisen (z. B. *Didemnum* mit acht (4 + 4) Tentakeln). Aber auch hier, bei Synascidienarten mit wenigen Mundtentakeln, kommen recht auffallende individuelle Verschiedenheiten vor, zum Theil bei den verschiedenen Zooiden eines Stockes. So finden sich bei *Botrylloides perspicuum* Herd. Individuen mit vier oder acht Tentakeln; in letzterem Falle sind alle gleich, oder es gilt die Formel 4 + 4 = 8. Bei *Colella Thomsoni* ist die Normalzahl der Tentakel acht, doch kommen zuweilen auch sieben oder neun vor; bei *Chorizocormus reticulatus* schwankt die Anzahl zwischen 24 und 36 (Herdman). Auch bei denjenigen Monascidien, die nur mit verhältnissmässig wenigen Tentakeln versehen sind, kommen individuelle Verschiedenheiten vor, wie Lacaze-Duthiers ausdrücklich für die von ihm beschriebenen Molguliden erwähnt. Häufig schwankt hier die Zahl zwischen 12 und 14 (*Molgula* (*Anurella*) *roscovita, Molg. echinosiphonica*).

Bedeutung. Wenn auch nicht gerade die Zahl, so sind doch der Bau und die Form der Tentakel für die Systematik der Ascidien von wichtiger Bedeutung. Da nur bei den Monascidien zusammengesetzte Tentakel neben einfachen vorkommen, wird hier zu untersuchen sein, welchen systematischen Werth jene Merkmale haben. In der Familie der Molgulidae kommen nur zusammengesetzte Tentakel vor, und bei manchen Species sind diese von einer so charakteristischen Form, dass ihre Untersuchung zur Bestimmung der Art ausreicht (*Molgula socialis,* Ald., *Molg.* (*Anurella*) *oculata* Forb.). Bei den Ascidiiden sind die Tentakel einfach, bei den Cynthiiden kommen beide Arten vor. Von den drei Unterfamilien der letzteren haben die Bolteniinae und Cynthiinae zusammengesetzte, die Styelinae einfache Tentakel. Bei der oft ausserordentlich weit gehenden äusseren Aehnlichkeit der Körperbeschaffenheit, den vierlappigen Mund- und Egestionsöffnungen bietet die Tentakelform ein äusserst bequemes und sicheres Merkmal, um sofort z. B. eine *Styela* oder *Polycarpa* von einer *Cynthia* oder einem *Microcosmus* zu unterscheiden.

Die physiologische Bedeutung der Tentakel scheint eine mehrfache zu sein. Eine wichtige Rolle spielen diese Organe bei der Athmung. Namentlich die reich verzweigten Tentakel der Molguliden und Cynthiiden sind dazu besonders geeignet, und sie wurden schon von P. Van Beneden (1846) als „arbres respiratoires“ bezeichnet. Die Lage unmittelbar an der Eintrittsstelle des Wasserstroms und die reichen capillarenähnlichen Verzweigungen der Blutbahnen charakterisiren diese

Tentakel als echte Kiemenbäumchen. Bei den einfachen Tentakeln hat allerdings die respiratorische Oberfläche eine sehr wesentliche Einschränkung erfahren und erscheint gegenüber dem eigentlichen Kiemendarm von nur ganz untergeordneter Wichtigkeit zu sein, wenn sie auch immerhin diesen in seinen Functionen unterstützt. In einer anderen Beziehung sind die Tentakel als Schutz- und Fangapparate von Bedeutung. In horizontaler Stellung ausgebreitet bilden die Tentakel vor dem Eingang in den Kiemendarm eine dichte Reuse, die sowohl die mit dem Wasserstrom eingedrungenen, zur Nahrung geeigneten Organismen zurückhält, als auch grösseren Feinden des Thieres den Eingang wehrt, wenn der

Fig. 50.

Egestionscanal und dorsaler Theil der Region der Mundtentakel von *Goodsiria placenta*. (Nach Herdman.) $^{50}/_{1}$.
cl = Cloakaltentakel; *e* = Egestionsöffnung; *fb* = Flimmerbogen; *g* = Ganglion; *mt* = Mundtentakel.

Mundsipho weitklaffend geöffnet ist. Drittens endlich kommen die Mundtentakel als Träger von gewissen Sinnesorganen in Betracht. Es wird im sechsten Kapitel darauf hingewiesen werden, dass sich im Tentakelepithel Sinneszellen finden, die wahrscheinlich als Tastapparate functioniren, vielleicht aber auch geeignet sind, das eintretende Athmungswasser auf seine chemische Qualität zu prüfen.

b. *Die Cloakaltentakel.*

In nur wenigen Fällen bilden sich im Egestionscanal oder in der Cloake Tentakel, die im Gegensatz zu den stets vorhandenen Mund-

tentakeln als Cloakal- oder Atrialtentakel bezeichnet werden. Sie entstehen so wie in der Mundhöhle durch Ausstülpungen der einschichtigen Epithelwand und sind stets einfach.

Unter den Synascidien finden sich Cloakaltentakel bei *Goodsiria placenta* Herd., *G. dura* Ritter. Sie sitzen hier in einem Kranze von 12 resp. 20 Stück angeordnet an der Basis des Egestionscanals, da wo dieser in die Cloake beziehungsweise in die Peribranchialräume übergeht, und sind beträchtlich kürzer und dünner als die c. 50 resp. 40 Tentakel in der Mundhöhle (Textfigur 50).

Verbreiteter sind die Cloakaltentakel bei den Monascidien. Die eigenthümliche durch die Challenger-Expedition bekannt gewordene Tiefseeform *Bathyoncus mirabilis* Herd. zeigt in der Cloake zwei Kränze kleiner Atrialtentakel, die gleichsam zwei unvollkommene Diaphragmen im Cloakenraum herstellen (Herdman). Bei *Cynthia sacciformis* Drasche und *Styela gyrosa* Hell. fand Drasche (1884) an der Basis des Egestionscanals je einen Kranz kleiner dreieckiger, lappenförmiger Tentakel.

Das vereinzelte Vorkommen von Atrialtentakeln bei einigen wenigen im System weit voneinander entfernten Formen beweist, dass diese Organe mehrmals selbständig und unabhängig voneinander entstanden sein müssen. Wenn trotzdem zum Theil eine hohe Uebereinstimmung in ihrem Bau und Aussehen besteht, so ist das durch convergente Züchtung zu erklären.

Wenn nun auch den meisten Ascidien Cloakaltentakel fehlen, so findet sich doch fast überall im Egestionscanal das dem Tentakelträger der Mundhöhle entsprechende Gebilde vor, sei es in der Form einer einfachen Ringfalte, sei es als Krause oder umfangreiches Diaphragma (vgl. oben die Ausführungen auf p. 269). Die namentlich bei der Contraction des Egestionssiphos an der Krause auftretenden in das Canallumen gerichteten Ausbuchtungen und Papillen, die, soviel ich bemerkt habe, bei weit klaffender Egestionsöffnung freilich fast alle verschwinden, könnten vielleicht immerhin als Andeutungen einer Tendenz zur Tentakelbildung aufgefasst werden.

IV. Das Nervensystem.

Das Nervensystem wurde zuerst von Cuvier (1805) und später von Savigny (1816) bei einer Anzahl einfacher und zusammengesetzter Ascidien mit Bestimmtheit nachgewiesen. Beide Forscher erkannten das centrale Gehirnganglion und mehrere von diesem entspringende Nervenstränge. Allerdings entspricht das von ihnen als Ganglion beschriebene Organ nicht nur dem centralen Nervensystem, sondern umfasst auch die Neuraldrüse, und zuweilen erscheint es selbst von der Flimmergrube nicht scharf gesondert; ebenso werden nicht nur die wirklichen Nervenstämme, sondern auch ganz fremde Gebilde, wie z. B. Flimmerbogen oder Blutbahnen, dem peripheren Nervensystem zugezählt. Die späteren Untersuchungen haben diese Irrthümer aufgeklärt und namentlich das allgemeine Vorkommen der Flimmergrube und der Neuraldrüse und das Verhältniss

dieser Organe zum Ganglion festgestellt. Bei einigen Formen ist in neuerer Zeit neben den Nervenstämmen noch ein besonderer dorsaler Ganglienzellenstrang nachgewiesen worden; dagegen haben sich die älteren Angaben über das Vorkommen gewisser anderer neben dem Gehirn bestehenden nervösen Centren nicht bestätigen lassen. So hatte Schalck (1814) ausser dem wahren Gehirn ein splanchnisches Nervensystem beschrieben, das einen recht complicirten Bau zeigen und etwa da, wo das Intestinum in das Rectum übergeht, liegen sollte. Es wird ein vorderes Doppelganglion und ein grosses hinteres Ganglion beschrieben, die durch zwei Nervenstränge miteinander verbunden sind. Jeder Theil des vorderen Ganglions sendet ausserdem drei Nerven nach vorn und seitlich aus, während vom hinteren zwei Stämme nach hinten ausstrahlen. Meines Erachtens ist dieses vermeintliche Nervensystem lediglich ein Theil der darmumspinnenden Drüse. Auch Delle Chiaje (1829) erwähnte ein besonderes ventrales Ganglion, das unmittelbar vor dem Endostyl gelegen und mit dem Gehirn durch eine den Schlund umgreifende Commissur verbunden sein sollte, und Giard (1872) glaubte, vorübergehend wenigstens, dass von einem ventralen Ganglion complicirt verästelte, den Endostyl und den Kiemendarm versorgende Nervenstämme entsprängen.

In Wirklichkeit stellt sich der gesammte nervöse Apparat der Ascidien in verhältnissmässig einfacher Form dar. Er besteht aus dem Gehirnganglion, den von ihm entspringenden Nerven und aus dem Ganglienzellstrang, der zuweilen zu einem besonderen Eingeweideganglion anschwillt. Entwicklungsgeschichtlich bilden sich, sowohl in Embryonen als in Knospen, nicht nur diese Theile des Nervensystems, sondern ferner noch die Flimmergrube und Neuraldrüse aus einer einheitlichen gemeinsamen Anlage. Doch sollen diese letzteren Organe, da ihre functionelle Bedeutung jedenfalls eine ganz andere ist als die des centralen Nervensystems und seiner peripher ausstrahlenden Stämme, erst im folgenden Kapitel eine besondere Besprechung erfahren.

Die primitivsten Formen des Nervensystems der Ascidien schliessen sich an das Stadium an, das die Appendicularien darbieten. Das einfachste Ascidiengehirn erhebt sich nur unwesentlich durch mannigfachere Gestaltung der Ganglienzellen und schärfere Sonderung der reicheren centralen Punktsubstanz über den Appendicularientypus*). Die einfachsten noch zellenlosen peripheren Nerven der Ascidien gleichen den seitlichen Gehirnnerven der Copelaten. In continuirlicher Reihe schreitet aber bei den Ascidien von

*) Die rein vergleichend anatomische Betrachtung der ausgebildeten Tunicaten wird darüber kaum einen Zweifel aufkommen lassen, dass das Gehirn der entwickelten Ascidien dem Gehirn der Appendicularien durchaus homolog sei. Vergleicht man aber die geschwänzte Ascidienlarve mit der Appendicularie, so steigen doch einige Bedenken auf. Der Larve fehlt das Gehirn der ausgebildeten Form, sie besitzt aber ein nervöses Centralorgan in ihrem „Rumpfganglion“. Dieses lässt sich mit dem ersten grossen Caudalganglion der Appendicularien jedenfalls nicht ohne weiteres homologisiren, sondern legt vielmehr zunächst die Auffassung nahe, dass es dem Gehirn der Copelaten entspräche.

diesen niedersten Formzuständen die phylogenetische Entwicklung des Gehirnes und der peripheren Nerven zu weit complicirteren Endstadien vor. Anders gestalten sich die Verhältnisse bezüglich des Ganglienzellstranges; er ist dem dorsalen Hauptnervenstamm der Appendicularien zu homologisiren, der den Rumpf in bogenförmigem Verlaufe durchsetzt und in den Schwanz eintritt, wo er eine wechselnde Zahl in Gruppen angeordneter Ganglienzellen trägt und zahlreiche Nervenästchen entsendet. Der Ganglienzellstrang der Ascidien scheint nur ganz ausnahmsweise noch Nerven aus sich entspringen zu lassen und macht den Eindruck eines in Rückbildung begriffenen Organes.

1. Das Gehirnganglion.

Das Centralganglion liegt in der Medianebene auf der Dorsalseite des Thieres, dem vorderen Körperende mehr oder minder nahe gerückt in der sog. Interoscularzone, d. i. der zwischen den beiden Körperöffnungen gelegene Raum. Da, wo der Vorderleib sich in zwei Siphonen auszieht, findet sich das Ganglion nahe der Gabelungsstelle an der Basis des Mundsiphos. Das Organ liegt stets in der primären Leibeshöhle, entweder dicht am dorsalen Vorderende des Kiemendarmes oder (z. B. *Phallusia*) von diesem durch die weit nach vorn sich erstreckende Cloakenhöhle getrennt. Dorsalwärts scheiden in der Regel nur sehr spärliche Bindegewebs- oder Pigmentzellen und wenige Muskelfaserzüge das Ganglion vom ektodermalen Hautepithel.

Aeussere Beschaffenheit. Die Form des Gehirnganglions ist meist kugelähnlich oder sphäroidisch mehr oder weniger stark längsgestreckt oder auch eiähnlich; zuweilen ist sie ziemlich unregelmässig und selbst xförmig (*Ascidia sabulosa*, *Polycarpa anguinea* Sluiter). Bei vielen grossen Monascidien übertrifft die Längsaxe des Ganglions die Queraxen sehr erheblich, zuweilen um das Drei- bis Vierfache, so dass die Form cylinderähnlich und selbst strangförmig *(Cynthia papillosa)* wird. Der Querschnitt des Gehirns erscheint dann gewöhnlich elliptisch; die kürzere Axe steht dorso-ventral, die längere lateral.

Die Grösse des Gehirns ist sehr variabel, aber stets im Verhältniss zur gesammten Körpergrösse sehr gering. Im allgemeinen haben die kleinen Thiere, namentlich unter den Synascidien, ein relativ grösseres Gehirnganglion als die grossen Monascidien; davon aber, dass die Gehirn- und Körpergrössen in gar keinem Verhältniss zu einander stünden*), kann keine Rede sein, wie sich aus den folgenden Zahlen leicht entnehmen lässt. Bei den nur wenige Millimeter langen *Didemnum, Leptoclinum* etc. schwankt der Durchmesser des Gehirns zwischen 0,04 und 0,05 mm; bei den grösseren 5, 10 und 15 cm langen *Phallusia, Ascidia, Ciona* erreicht

*) Ueber die Beziehungen der Gehirn- zur Körpergrösse erwähnt Julin (1892, p. 69): „Ses dimensions (du ganglion) ne croissent pas en raison de l'augmentation de la taille des différentes espèces; c'est à peine s'il est plus volumineux chez les espèces de grande taille que chez celles dont la taille est beaucoup plus réduite."

die Gehirnhauptaxe eine Länge von 2—3 mm, bei allerdings beträchtlich kürzeren Queraxen. Zwischen diesen Extremen finden sich alle Zwischengrössen.

Der histologische Bau des Ascidiengehirns ist in allen wesentlichen Zügen durch Ussow (1876) festgestellt worden, und die späteren Untersuchungen haben nur einige Details hinzuzufügen vermocht. Leider schrieb Ussow seine Abhandlung in russischer Sprache, und das war der Verbreitung seiner Ansichten so hinderlich, dass mehrere seiner Entdeckungen, die sich nicht nur auf dass Ganglion, sondern namentlich auf gewisse benachbarte Organe beziehen, nunmehr späteren Forschern zugeschrieben werden.

Stets lassen sich im Ganglion zwei Partien unterscheiden: eine periphere und eine centrale. Die periphere stellt die Zone der Ganglienzellen dar, die centrale bildet die Nervenfaserschicht, die Punktsubstanz. An der Aussenseite ist das ganze Organ von einer feinen Membran umschlossen.

a. Die Ganglienzellenschicht zeigt bei verschiedenen Formen eine verschiedene Dicke und fällt häufig namentlich in den besonders kleinen Gehirnen gewisser kleiner Synascidienzooide durch ihre verhältnissmässig ansehnliche Stärke auf. Aber auch im Gehirn der grossen Monascidien kann die Ganglienzellschicht $^1/_5$ und sogar $^1/_4$ der gesammten Gehirndicke betragen. Uebrigens zeigt die periphere Schicht durchaus nicht an allen Stellen die gleiche Stärke; häufig ist sie im vordersten Abschnitt beträchtlich, manchmal um fast das Doppelte stärker als seitlich oder dorsal. Die grössere oder geringere Dicke wird durch zwei Momente bedingt: durch die Grösse der Ganglienzellen und durch die Zahl der übereinanderliegenden Schichten, in welchen die Zellen angeordnet sind. Nur stellenweise und bei kleinen Synascidien findet man eine einzige Lage peripherer Ganglienzellen; fast immer sind mindestens zwei Schichten vorhanden, in welchen die Zellen, wenn auch nicht sämmtlich, so doch zum grössten Theil, alternirend angeordnet erscheinen (Fig. 10, Taf. XVII). Wo die Schicht besonders umfangreich ist, liegen die Zellen in drei, vier und zahlreicheren Lagen übereinander (*Ascidia mentula, Ciona intestinalis* — vergl. Fig. 10, Taf. XVI; vorderer Gehirnabschnitt von *Fragaroides aurantiacum* u. s. w.).

Sehr auffallend erscheint das Vorkommen von Ganglienzellen ausserhalb der eigentlichen Ganglienzellschicht in dem das Gehirn umgebenden Bindegewebe. Julin (1881) hat zuerst diese isolirten Ganglienzellen bei *Ascidia mentula, Ascidiella scabra* und *As. venosa* nachgewiesen, und er glaubt, dass feine fibrilläre Fortsätze von den Zellen ausgehen, in die Ganglienschicht eintreten, um sich, nachdem sie diese durchsetzt haben, mit der centralen Faserschicht des Ganglions zu verbinden.

Die Grösse der Ganglienzellen ist oft bei ein und demselben Thier eine überaus variable. Im allgemeinen finden sich in den kleinen Ganglien kleiner Thiere vorwiegend gleichartige Zellen von sehr geringen

Dimensionen. So erreichen z. B. bei *Botryllus violaceus* die grössten Elemente nicht einmal 0,005 mm*), die meisten messen nur 0,003—004 mm oder noch weniger (Fig. 10, Taf. XVII). In den grossen Ganglien der Monascidien begegnet man viel bedeutenderen Grössenunterschieden, doch erscheinen die grössten und kleinsten Zellen durch eine continuirliche Reihe mittelgrosser Elemente miteinander verbunden. So habe ich bei *Ciona intestinalis* neben kleinen Ganglienzellen von 0,005 mm und noch geringerem Durchmesser andere angetroffen, die mehr als 0,025 mm maassen, das ist also mehr als die Hälfte der Gesammtdicke der kleinsten Synascidiengehirne. Wenn auch nicht immer vollkommen genau, so lässt sich doch im allgemeinen eine bestimmte Beziehung der Grösse der Ganglienzellen zu deren Lage feststellen. Die grossen Zellen finden sich fast stets an der Aussenseite, die kleinen dagegen meist in den inneren Schichten, wo sie zuweilen selbst wieder in der Weise angeordnet erscheinen, dass sie in centripetaler Richtung an Grösse abnehmen *(Ascidia mentula, Molgula (Gymnocystis) ampulloides).* Vereinzelte Ganglienzellen ruhen auch mitten in der Punktsubstanz des Gehirnes, doch sind das fast immer nur die kleinen und kleinsten Elemente.

Die Form der Ganglienzellen bietet ähnliche Mannigfaltigkeiten, wie sie bereits mehrfach bei anderen Thiergruppen bekannt geworden sind. Die Zellen erscheinen uni-, bi- und multipolar, viele auch allseitig abgerundet ohne erkennbare Fortsätze. Doch werden im Leben solche Fortsätze wohl stets vorhanden sein; bei der Präparation können sie aber leicht vom Zellkörper abgetrennt werden. In den Querschnitten sieht man die meisten Ganglienzellen birnförmig; der Stiel ist vorwiegend, wenn freilich auch durchaus nicht immer, centralwärts gerichtet und zieht sich in einen feinen, nicht immer leicht nachweisbaren Fadenfortsatz aus, der sich allmählich in der Punktsubstanz verliert. Nach Van Beneden und Julin (1884) sollen bestimmte bipolare Ganglienzellen bei *Molgula (Gymnocystis) ampulloides* den einen Fortsatz in die Fasersubstanz des Gehirns entsenden, den anderen dagegen aus dem Organ heraustreten lassen, um damit die Neuraldrüse zu innerviren. Bei mehreren anderen Ascidien habe ich aber erfolglos nach einer derartigen Innervirung gesucht und nur Bindegewebsfasern angetroffen, die sich an die Neuraldrüse ansetzten (vergl. Fig. 11, Taf. XVI; Fig. 3, Taf. XVII). Die innerhalb der Punktsubstanz vereinzelt ruhenden Ganglienzellen sind multipolar, zum Theil auch bipolar und häufig in der Richtung der Gehirnhauptaxe sehr beträchtlich in die Länge gestreckt, so dass diese spindelförmigen Elemente im Querschnitt nur als kleine Körperchen erscheinen, deren Zellnatur dann oft recht schwer erkennbar ist.

Der Bau der Ganglienzellen zeigt keine wesentlichen Besonderheiten. Das Zellplasma ist mehr oder minder fein granulirt, führt verschiedene accessorische Einschlüsse und lässt sich durch Hämatoxylin

*) Diese Maasse beziehen sich auf die längsten Axen der Ganglienzellen, jedoch ohne Berücksichtigung der feinsten Fadenfortsätze.

leicht und intensiv färben. Der bläschenförmige helle Kern enthält einen grossen chromatophilen Nucleolus und in einem zarten Liningerüst feine chromatische Körner.

Nicht immer ist die Ganglienzellschicht an allen Stellen völlig gleichartig beschaffen, sondern hin und wieder erheben sich knopfförmige Verdickungen, in welchen die Zellen eine besondere Beschaffenheit zeigen können. Recht auffallend scheint bei *Molgula (Gymnocystis) ampulloides* eine Gruppe grosser Ganglienzellen zu sein, die am vorderen Gehirnende links an der Wurzel des vorderen Hauptnervenstammes gelegen ist. Van Beneden und Julin betrachten sie als ein besonderes, dem Gehirn dicht anliegendes Ganglion und glauben, was sich allerdings durch die mikroskopische Untersuchung nicht feststellen liess, dass dieses die Flimmergrube innervire.

b. Die Punktsubstanz. Das Innere des Ganglions ist von der Nervenfasersubstanz erfüllt. Die ausserordentlich feinen Fäserchen bilden ein dichtes verfilztes Flechtwerk, so dass der Querschnitt das bekannte granulirte Aussehen zeigt; da aber die Fasern in verschiedenen und zum Theil auch in rechtwinklig sich kreuzenden Richtungen ziehen, bemerkt man in den Querschnitten häufig gleichzeitig auch einzelne Fäden in der Längsansicht. In der Hauptaxe des Ganglions ist der Faserverlauf zumeist durch die Axenrichtung bestimmt, und ebenso sieht man an den Ursprungsstellen der Nervenstämme die Fasern sich parallel nebeneinander lagern und die peripheren Ganglienzellschichten, die an den betreffenden Stellen unterbrochen sind, durchsetzen. Ueber die feinste Beschaffenheit der Nervenfasern ist wenig Sicheres bekannt geworden.

c. Die periphere, das Ganglion umhüllende Membran ist bereits von Ussow und Lacaze-Duthiers richtig erkannt worden und scheint sich bei allen Formen vorzufinden. Bei den von mir untersuchten Ascidien ist sie, wie bereits Roule für *Ciona* hervorgehoben hat, mesodermalen Ursprungs. Bindegewebszellen aus der unmittelbaren Nachbarschaft des Ganglions flachen sich zu feinen Plattenzellen ab und vereinigen sich zu einem äusserst zarten Endothel, das als Hüllmembran das Gehirn umschliesst. Im entwickelten Stadium lassen sich in dieser nur noch ganz vereinzelte Kerne nachweisen, und in manchen Fällen scheinen die Kerne auch vollständig schwinden zu können.

2. Die Nervenstränge.

Die Zahl und die Vertheilung der aus dem Gehirn entspringenden Nervenstämme zeigen sehr beträchtliche Verschiedenheiten. Die Nerven lassen sich nach dem Orte ihres Ursprungs im Gehirn unterscheiden in vordere, hintere, seitliche und ventrale; oder in Bezug auf ihr Verhalten zu den beiden Hälften des bilateralen Ascidienkörpers in paarige und unpaarige. Die paarigen entspringen entweder seitlich aus dem Gehirn oder vorn und hinten; die unpaarigen können zuweilen lateral

oder ventral auftreten, zumeist aber liegen sie median vorn oder hinten und werden dann als vorderer oder hinterer Dorsalnerv bezeichnet.

Die Nervenwurzeln. a. Vordere und hintere Nerven. Aus dem Gehirn vieler Monascidien (*Corella parallelogramma, Ciona intestinalis, Ascidiella venosa* und *scabra, Phallusia mammillata* u. a. m.) entspringen, wie von den Autoren übereinstimmend berichtet wird, nur zwei Nervenpaare, ein vorderes und ein hinteres. Jeder der vier Stämme verzweigt sich

Fig. 51 und 52.

Fig. 51. Gehirn, Flimmergrube und Neuraldrüse von *Ciona intestinalis*. $^{25}/_{1}$. Fig. 52. Gehirn von *Ascidia mentula*. $^{25}/_{1}$. Beide Figuren nach Ussow.
dr = Neuraldrüse; *fg* = Flimmergrube; *g* = Gehirnganglion; *nc* = Herznerv; *x* = Magen- und Geschlechtsnerv; *y* = hinterer Nerv für die Epidermis.

schon nahe seiner Wurzel in eine Anzahl feinerer Aeste, doch besteht keine bestimmte Gesetzmässigkeit in der Art und Weise der Verzweigung. Auch da, wo aus jeder vorderen Wurzel nach zweimaliger Spaltung der Stämme vier Nerven hervorgehen, sind diese rechts und links sehr verschieden stark und auf ihrem weiteren Verlaufe in verschiedener Weise verzweigt (vgl. Textfigur 51). Zuweilen können die individuellen Variationen und Asymmetrien so weit gehen, dass vorn auf der einen oder

anderen Seite nicht nur ein, sondern zwei Nervenstämme aus dem Gehirn hervortreten (vergl. Fig. 7 u. 8, Taf. XVI). Noch unregelmässiger und variabler als die vorderen Aeste scheinen sich die hinteren zu verhalten.

In mehreren Fällen (nach Van Beneden und Julin bei *Molgula ampulloides, Perophora Listeri, Clavelina Rissoana, Polycarpa comata, Microcosmus claudicans, Cynthia polycarpoides*) erfolgt eine Reduction der Zahl der Nervenwurzeln, indem vorn und hinten nur je ein einziger Stamm, der vordere und hintere Dorsalnerv, entspringt; beide gabeln sich aber bald nach ihrem Austritt in zwei Aeste. Mit Recht betrachtet man diese Form des Nervensystems nur als eine Modification der vorher beschriebenen. Die Uebereinstimmung wäre eine vollkommene, wenn man die einheitlichen mächtigen vorderen und hinteren Dorsalnerven bei *Molgula, Clavelina* u. a. einfach dem Gehirn zurechnen könnte, denn dann würden aus diesem, ebenso wie im ersten Fall, vorn und hinten je zwei Nerven hervortreten. Der unpaare vordere Dorsalnerv besitzt einen ventralen Belag von Ganglienzellen (Van Beneden und Julin), und das wäre der Deutung, dass er einen umgebildeten Theil des ursprünglichen Gehirns darstellt, nicht ungünstig. Es liegt aber vielleicht näher anzunehmen, wie schon von anderer Seite geschehen ist, dass der vordere und hintere Dorsalnerv nur die miteinander verschmolzenen Wurzeln von je zwei ursprünglich direct dem Gehirn entspringenden Nerven darstellen.

Zuweilen (*Fragaroides aurantiacum*) findet nur hinten eine derartige Verschmelzung zu einem hinteren Dorsalnerv statt, während vorn in der typischen Weise zwei getrennte Wurzeln bestehen bleiben (Maurice).

Im Gegensatze zu dieser nach einer Verringerung der Zahl der gesonderten Nervenwurzeln strebenden Tendenz zeigt sich bei manchen Ascidien gerade das Bestreben, die Nervenspaltungen bis auf die Wurzeln weiter zu führen, sodass aus dem Gehirn vorn und hinten gleich eine grössere Anzahl Stämme direct heraustreten. Doch lauten in dieser Beziehung die vorliegenden Angaben der Autoren sehr controvers. Bei *Ascidia mentula* treten nach Ussow namentlich vorn eine grössere Zahl selbständig entspringende Nerven auf (vgl. Textfigur 52), während Julin stets nur zwei Wurzeln von der typischen Form nachweisen konnte, die sich hinten sofort nach ihrem Austritt gabelten. Auch bei *Cynthia microcosmus* (Ussow) und *Phallusia mammillata* finden sich an beiden Enden mehrere Nervenwurzeln, während ich bei *Cynthia papillosa* vorn nur zwei sehe. Es verhalten sich also in dieser Beziehung die verschiedenen Species einer Gattung zuweilen sehr verschieden.

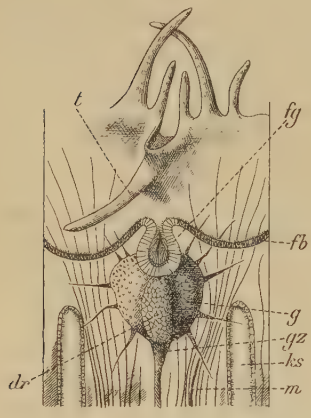
b. Seitennerven. Bei vielen Ascidien sind die in der Ein-, Zwei- oder Vielzahl vorn und hinten auftretenden Nerven die einzigen, die das Gehirn entsendet; wenigstens hat man bei zahlreichen Formen namentlich unter den Monascidien vergeblich nach lateralen Stämmen gesucht (Van Beneden, Julin).

Einen unpaaren lateralen Nervenstamm fand Ussow bei *Phallusia mammillata* und bei *Ascidia mentula* (vgl. Textfigur 52). Es ist bemerkenswerth,

dass dagegen Julin bei der letzten Form ein Paar Seitennerven beobachtete, die er bei keiner anderen von ihm untersuchten Art wiederfinden konnte.

Bei den Synascidien scheinen dagegen paarige seitliche Nerven sehr häufig aufzutreten. Die Zahl der Nervenpaare beträgt häufig zwei bis drei, selten mehr (*Didemnum cereum*, *Leptoclinum gelatinosum* — vgl. Textfigur 53 —, *Distaplia magnilarva*, *Glossophorum sabulosum* u. a. m. nach Lahille; *Fragaroides aurantiacum* nach Maurice). Das vorderste und hinterste Nervenpaar wird man hier überall, wo nicht ein unpaarer hinterer oder vielleicht auch vorderer Dorsalnerv gleichzeitig vorkommt, mit den beiden ursprünglichsten vorn und hinten auftretenden Nervenpaaren des Gehirns der anderen Ascidien vergleichen können.

Fig. 53.



Die Ganglionregion von *Leptoclinum gelatinosum* Giard. (Nach Lahille.) $^{300}/_{1}$.
dr = Neuraldrüse; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion mit fünf Nervenpaaren; *gz* = hinterer Ganglienzellenstrang; *ks* = Kiemenspalten; *m* = Muskelfaserzüge; *t* = Mundtentakel.

c. Ventralnerven. Ein ziemlich starker Ventralstamm findet sich bei *Ascidia mentula*. Er entspringt aus zwei Nervenwurzeln, die den median verlaufenden Canal der Neuraldrüse umfassen und sich ventralwärts von ihm zu einem unpaaren Nerv vereinigen (Julin). Die von Julin gegebene Abbildung lässt aber auch die Deutung zu, dass nur eine Nervenwurzel vorhanden ist, die allerdings vom Drüsencanal durchbohrt wird.

Es ist oben bereits angedeutet worden, dass es zum mindesten zweifelhaft ist, ob die feinen Fasern, die zwischen dem Ganglion und der Neuraldrüse verlaufen, nervöser Natur sind. Sollte das der Fall sein, so müssten sie als besondere feine Ventralnerven und da, wo die Drüse dorsal über dem Ganglion liegt und wo die Fasern daher an der Rückseite des Gehirns entspringen, als Dorsalnerven betrachtet werden.

Verlauf der Nerven. Erweisen sich schon die Angaben der Autoren über die Zahl und die Stellung der Nervenwurzeln mehrfach als controvers und unsicher, so ist das in noch viel erhöhterem Maasse der Fall, sobald es sich um den weiteren Verlauf der Nerven, um deren Verzweigungen und Endigungen in den verschiedenen Organen handelt. Die Beobachtung dieser Verhältnisse nach den älteren Untersuchungsmethoden bietet solche Schwierigkeiten, dass sich auf diesem Wege zu einwandsfreien Ergebnissen kaum gelangen lässt. Nach wenigen Verzweigungen werden die Nervenäste so fein, dass sie sich zwischen dem Gewirre der Muskel- und Bindegewebsfasern im conservirten Thier meist nicht mehr sicher herausfinden lassen und dass selbst bei der Deutung

der Schnitte völlige Unsicherheit bestehen kann. Alle bislang in der Literatur vorliegenden Angaben beruhen auf unvollkommenen älteren Untersuchungen, und es bietet sich daher das Nervensystem nicht nur der Ascidien, sondern der Tunicaten überhaupt als ein verheissungsvolles Object dar, an dem mit den neuen vervollkommneten Methoden wichtige Ergebnisse zu gewinnen sind.

Noch viel weitgehendere Unterschiede als die Nervenwurzeln scheinen die Faserstränge selbst aufzuweisen. Ihr Verlauf zeigt nicht nur bei den Species einer Gattung, sondern auch bei verschiedenen Individuen derselben Art sehr beträchtliche Verschiedenheiten, sodass sich über die Homologien der kleineren und häufig auch der grossen Stämme allgemein giltige Auffassungen nicht gewinnen lassen. Bei der oft recht auffallenden unsymmetrischen Ausbildung des Nervensystems fehlen überdies häufig auf der einen Seite ein oder mehrere homotype Nerven. Wie weit die Verschiedenheiten gehen, lässt sich leicht aus der Darstellung Ussow's entnehmen. Bei *Ascidia mentula* und *Phallusia mammillata* entspringt z. B. der Herznerv als unpaarer Stamm direct aus dem Gehirn, bei *Ciona intestinalis* dagegen stellt er einen Seitenzweig eines der beiden hinteren Hauptstämme dar (vgl. Textfigur 51 und 52, p. 288).

Wohl überall wird die vordere Körperregion im Umkreis des Mundes durch die aus dem vorderen Gehirnabschnitt stammenden Nerven versorgt, und diese scheinen auch den Endostyl und den grössten Theil des Kiemendarms zu innerviren. Die hinteren Nervenstämme versehen stets den Egestionssipho und, was allerdings erst in wenigen Fällen erkannt ist, die Eingeweide. So ist bei *Ciona* der starke mit x bezeichnete Ast in Textfigur 51 der Nerv für den Magen und die Geschlechtsorgane.

Ueber **die Nervenendigungen** ist so gut wie nichts Sicheres bekannt. Feinste Nervenäste, die als sensible aufgefasst wurden, sind in unmittelbarer Nähe des Hautepithels mehrfach gesehen worden, aber ein Eintritt in das Epithel ist nicht constatirt worden. In einem der nächsten Kapitel wird darauf hingedeutet werden, dass Nervenästchen an die im Ektoderm gelegenen Sinnesorgane herantreten; doch ist auch da die Art der Nervenendigung nicht aufgehellt. Ebensowenig ist ein directer Zusammenhang zwischen den Zellen der Flimmergrube und den Nervenfasern nachgewiesen worden, auch da nicht, wo — wie bei *Boltenia Bolteni* — ein mächtiger dem Ganglion entspringender Nerv den Hintertheil der Flimmergrube umhüllt (Metcalf).

Endigungen motorischer Nerven an den Muskeln hat Roule (1884) bei *Ciona intestinalis* beschrieben. Die Nervenästchen treten, senkrecht zur Längsrichtung der Muskelbündel stehend, zwischen die Muskelfibrillen ein und umhüllen diese fast auf ihrer ganzen Länge (et l'on peut presque dire que dans tous les faisceaux musculaires les fibres sont comme plongées au sein d'une gangue nerveuse). Eine derartige vollkommene Versenkung der Muskelfasern in die nervöse Substanz besteht aber nicht, und Roule hat das die Muskeln umgebende Bindegewebe und die Nervensubstanz

nicht scharf auseinanderhalten können. Wohl finden sich zuweilen an bestimmten Stellen Muskelzüge allseitig von Nervenfasern umschlossen (vgl. hierüber das die Muskulatur behandelnde Kapitel), doch sind es dann die grossen Nervenstämme in der Nähe des Ganglions, in die dünnere Muskelstränge eingebettet erscheinen, und ich glaube nicht, dass dieses Vorkommen mit der peripheren Endigung der motorischen Nerven identificirt werden darf (vgl. hier Fig. 8, Taf. XVII).

Auch verschiedene andere Organe und selbst Bindegewebszellen sah Roule durch centrifugale Nervenfasern innervirt. Den Abbildungen nach zu urtheilen, scheint im letzteren Fall eine pinselförmige Ausbreitung der einzelnen Fasern des endigenden Nervenästchens stattzufinden. Doch bedürfen meines Erachtens diese Angaben einer erneuerten Prüfung.

Der **histologische Bau** der Nerven bietet mancherlei Besonderheiten; Nervenfasern, Zellen und eine äussere Hüllschicht lassen sich unterscheiden. Die Nervenfasern bilden stets die Hauptmasse und sind häufig die einzigen Bestandtheile namentlich der kleinen Aestchen. Die Fasern entspringen aus der Punktsubstanz des Gehirns und verlaufen in der Längsrichtung der Nerven. Sie sind zumeist schwach wellenförmig gebogen und liegen parallel mehr oder minder dicht gedrängt nebeneinander (vgl. Fig. 7, Taf. XVII). Es scheint, dass zuweilen die Fasern in einer bestimmten Weise nebeneinander angeordnet sind, derartig, dass sie schmale Längsbänder bilden, die unter verschiedenen Winkeln aneinander stossen und sich kreuzen. Im Querschnitt zeigt dann der Nerv, wie es auch bei mangelhafter Conservirung zu beobachten ist, eine protoplasmaähnliche netzförmige Structur (vgl. Fig. 8 und 9, Taf. XVII). Die Stärke der einzelnen Nervenfibrillen erscheint selbst in einem Nervenquerschnitt zuweilen recht ansehnlich verschieden.

Bezüglich der zelligen Elemente im Nerven herrschen sehr grosse Unterschiede. An der Wurzel, unmittelbar über der Austrittsstelle aus dem Gehirn scheinen überall alle Hauptstämme Ganglienzellen zu führen (Fig. 7 und 8, Taf. XVI). Diese zeigen hier zum Theil noch eine ähnliche Vielgestaltigkeit wie im Gehirn selbst, und es fehlen auch nicht ganz die grösseren Elemente (vgl. Fig. 2, Taf. XVII). Auf ihrem weiteren Verlauf verhalten sich die Nerven verschieden. Namentlich bei den kleinen Synascidien (*Fragaroides aurantiacum*), aber auch bei zahlreichen Monascidien mit starken Nervenstämmen (*Molgula ampulloides*) sollen alle Nerven lediglich aus Fasern bestehen und der zelligen Einlagerungen vollkommen entbehren. Bei anderen Formen wieder finden sich Zellen nur sehr spärlich und meist ausschliesslich in den grossen Stämmen (*Cynthia papillosa, Phallusia mammillata*, vgl. Fig. 1, 2 und 8, Taf. XVII). Endlich gibt es Arten, deren sämmtliche Nerven zum Theil bis in die feinsten Verzweigungen hinein mehr oder minder zahlreiche Zellen führen (*Ciona intestinalis*; vgl. Fig. 7 und 9, Taf. XVII).

Die Zellen in den Nerven sind stets von geringer Grösse und wechselnder Form. Neben allseitig mehr oder minder stark abgerundeten

Elementen finden sich birnförmige, spindelförmige oder unregelmässig amöboid gestaltete. Der Kern ist meist verhältnissmässig gross und leicht erkennbar, der Zellkörper aber zuweilen nur sehr klein und namentlich auf den Querschnitten durch die feinen Spindelzellen oft schwer nachzuweisen. Das mag dazu Veranlassung gegeben haben, freie Kerne zwischen den Nervenfasern anzunehmen; vielleicht kommen solche auch in Wirklichkeit vor, wenngleich ich sie nie beobachtet, sondern stets die Kerne von einer wenn auch nur dünnen Plasmaschicht umhüllt angetroffen habe.

Ueber die Herkunft und Bedeutung der Zellen ist nichts Sicheres ermittelt. Am wahrscheinlichsten ist es, dass sie Ganglienzellen sind und ebenso wie die Fasern von der embryonalen Gehirnanlage herstammen. Die Nerven müssten sich dann da, wo sie im ausgebildeten Zustande noch Zellen enthalten, von Anfang an als zellige Stränge vom Gehirn aus entwickeln. Es ist aber auch nicht ganz unmöglich, dass die Zellen zum Theil mesodermale Bindegewebselemente sind, die entweder in die Faserstränge hineinwuchsen oder von diesen umhüllt wurden.

Eine besondere Hülle scheint sich nur ausnahmsweise und zwar wohl immer nur um die grösseren Hauptstämme zu entwickeln. Sie ist bindegewebiger Natur und besteht aus einem membranartigen äusserst feinen Plattenendothel, in dem nur wenige weit zerstreute abgeflachte Kerne nachweisbar bleiben (Fig. 8, Taf. XVII). Zuweilen erscheint diese Hülle nur unvollständig geschlossen und nur um den einen Theil eines Nervs ausgebildet, während der andere frei in der Gallertsubstanz und im Bindegewebe der primären Leibeshöhle liegt.

3. Der Ganglienzellstrang.

Von den im vorhergehenden Abschnitt beschriebenen Nervensträngen unterscheidet sich der dorsale Ganglienzellstrang (cordon ganglionnaire viscéral ou dorsal Van Beneden's und Julin's) in wesentlichen Punkten. Während jene vom definitiven Ganglion aus erst spät in der Postembryonalentwicklung entstehen, lässt sich der Ganglienzellstrang auf das bereits in den allerersten Embryonalstadien vor dem definitiven Gehirn angelegte Rückenmarksrohr, das sich in den Larvenschwanz fortsetzt, zurückführen, und in den Knospen, denen das dem Ruderschwanz homologe Organ fehlt, bildet er sich aus dem Hintertheil des primären entodermalen Neuralrohres. Der Strang stellt also ein von allem Anfang an ursprünglich schon unpaares medianes Organ dar, während die oben behandelten Gehirnnerven — vereinzelte asymmetrische Stämme ausgenommen — ursprünglich paarige und daher mehr oder minder seitlich am Gehirn entspringende Gebilde sind, die freilich gelegentlich vorn und hinten zu einem medianen Dorsalnerv secundär verschmelzen können.

In den Embryonen und Knospen ist es nur der im hinteren Rumpftheil gelegene Abschnitt des primären Nervenrohres, der zum Ganglienzellstrang wird; der vordere bildet sich zur Flimmergrube und dem Flimmergrubencanal um und entwickelt weiterhin auch das definitive

Ganglion und die Neuraldrüse. Daraus ergibt sich, dass der Ganglienzellstrang ursprünglich eine directe Fortsetzung des die Flimmergrube mit der Neuraldrüse verbindenden Canals ist, ein Verhalten, das sich thatsächlich noch bei zahlreichen Formen auch im vollkommen entwickelten Zustande nachweisen lässt. Zuweilen aber scheint der Strang an seiner Wurzel vom hinteren Canalende sich völlig abzutrennen und mit dem Gehirn zu verwachsen, sodass er, wie alle anderen Nerven, als eine spätere Bildung des definitiven Ganglions aufgefasst werden konnte (*Fragaroides aurantiacum, Molgula ampulloides*).

a. Kowalevsky hat zuerst (1874) diesen Ganglienzellstrang bei seinem *Didemnum styliferum* (= *Distaplia magnilarva*) beschrieben als einen aus dem Gehirn entspringenden feinen Strang, „welcher sich nach unten zieht, Nerven an den Kiemensack absendet und abwärts schliesslich mit einem Eingeweideganglion endet. Von dem letzteren gehen Nerven zu dem Magen, Herz und Eierstock". Lahille konnte später (1890) diese Angaben allerdings nicht bestätigen und fand nur eine hintere stummelförmige Fortsetzung des Flimmergrubencanals, die er als den rudimentären Rest des gesammten larvalen Nervenrohres deutete. Die Befunde Kowalevsky's lassen nur auf eine Rückbildung des hinteren im Ruderschwanz verlaufenden Abschnittes des larvalen Nervenrohres schliessen, während der vordere im Larvenrumpf gelegene Theil und das diesem gleichwerthige Neuralrohr der Knospen gerade umgekehrt eine weiter vorschreitende Entwicklung in der Postembryonalzeit erfahren haben müssten. Auch bei jungen Exemplaren von *Phallusia mammillata* und *Ciona canina* fand Kowalevsky einen ähnlichen Ganglienzellstrang und ein terminales Eingeweideganglion; doch hat er allerdings über den feineren Bau dieser Organe weder bei diesen Formen noch bei *Distaplia* eingehendere Angaben gemacht. Später haben dann Van Beneden und Julin (1884) den Ganglienzellstrang bei einer Anzahl anderer Formen (*Molgula ampulloides, Microcosmus claudicans, Polycarpa comata* und bei ganz jugendlichen, erst kurze Zeit festsitzenden Stadien von *Clavelina Rissoana*) nachgewiesen.

b. An das hoch entwickelte Stadium, das der Ganglienzellstrang bei *Distaplia* darbietet, lassen sich in einer continuirlichen Reihe eine Anzahl niederer Entwicklungsstufen dieses Organes bei anderen Formen anschliessen, bei denen nirgends mehr peripher ausstrahlende Nerven mit Sicherheit erkannt sind. Bei *Molgula ampulloides* ist der Strang recht ansehnlich entwickelt, besitzt wenige centrale Nervenfasern und einen verhältnissmässig dicken Belag verschieden grosser Ganglienzellen, die auf allen Querschnitten in grösserer Anzahl erscheinen. Er ist überall gleich dick, nur sein Hinterende ist ein wenig zugespitzt; besondere Ganglienanschwellungen fehlen also auf seinem Verlauf. Bei *Microcosmus claudicans* sind die Ganglienzellen weit spärlicher, vertheilen sich aber nicht gleichmässig über den ganzen Fibrillenstrang, sondern bilden an mehreren Stellen etwas stärker hervorspringende Ansammlungen. Bei

Polycarpa comata finden sich nur noch sehr wenige Zellen, dagegen ist die Nervenfasermasse verhältnissmässig mächtig entwickelt (Van Beneden und Julin).

c. Während in diesen Fällen der Ganglienzellstrang direct vom Gehirn selbst entspringen soll, sah ich ihn in anderen in der ursprünglicheren Weise als deutliche Fortsetzung des Flimmergrubencanals bestehen. Bei *Ciona intestinalis* zieht sich das Hinterende des Canals in ein strangähnliches Gebilde aus, das die rechte Seite des Ganglions umwächst und auf dessen Dorsalseite gelangt, dort, wo dieses sich in die beiden hinteren Nervenstämme spaltet. Von hier aus läuft der Strang nach hinten, bleibt der Medianebene nahe gelegen oder schmiegt sich auch zunächst den linksseitigen hinteren Hauptnervenstämmen an (vgl. Fig. 11, Taf. XVII), von denen er sich aber weiter hinten wieder entfernt, um sich der ventralen Cloakenwand direct anzulegen. In seinem Vordertheil zeigt der Ganglienzellstrang an manchen Stellen noch sehr deutlich den primären röhrenförmigen Bau (vgl. Fig. 13, Taf. XVII), weiter hinten wird er solid und scheint in seiner Dicke variiren zu können (Fig. 12, Taf. XVII). Bei *Clavelina lepadiformis* erweist sich der Ganglienzellstrang noch weiter vereinfacht. Das Lumen schwindet im ausgebildeten Zustande vollständig, und es besteht nur ein kurzer solider Strang, dessen Querschnitt sehr wenige, meist zwei bis vier, Zellen aufweist (Fig. 14, Taf. XVII). Dorsal vom Ganglienzellstrang entspringt aus dem Gehirn der hintere aus Fasern bestehende Dorsalnerv, und die Wurzeln beider legen sich, obwohl genetisch ganz verschieden, zu einem scheinbar einheitlichen Nervenstamm zusammen (Fig. 3, Taf. XVII). Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Molgula ampulloides* und *Fragaroides aurantiacum,* bei denen sowohl Van Beneden und Julin als auch Maurice eine ventrale Ganglienzellbekleidung des hinteren faserigen Dorsalnervs beschrieben haben. Nur diese ventrale Ganglienzellschicht ist aus dem embryonalen primären Nervenrohr hervorgegangen, der dorsale Faserstrang ist eine spätere Neubildung vom definitiven Gehirnganglion aus. Bei den zuletztgenannten Formen sind im ausgebildeten Zustande diese wichtigen Unterschiede zwischen den beiden Theilen deshalb schwerer festzustellen, weil der Ganglienzellstrang sich vom Flimmergrubencanal völlig abtrennen und dem Gehirn verbinden soll. Das Letztere scheint auch bei *Clavelina* gelegentlich als eine individuelle Variation des normalen Verhaltens vorzukommen. Ueberall aber trennen sich der hintere Dorsalnerv und der Ganglienzellstrang, auch wo sie scheinbar aus einer gemeinsamen Wurzel entspringen, nach kurzem gemeinsamen Verlauf voneinander ab.

d. Bei einer Reihe zusammengesetzter Ascidien tritt der rudimentäre Charakter des Ganglienzellstranges noch deutlicher hervor, besonders dort, wo nur unverschmolzene, paarige Gehirnnerven aus dem Gehirn hervortreten, die zu jenem Strang keine innigeren Beziehungen gewinnen, sondern völlig getrennt verlaufen. Man findet dann den Ganglienstrang

als einen mehr oder minder kurzen, oft nur stummelförmigen Anhang des Flimmergrubencanals resp. der Neuraldrüse. Lahille hat mehrere solche Fälle beschrieben (*Didemnum cereum*, *Leptoclinum gelatinosum*, *Glossophorum sabulosum*). —

Darnach ergibt sich ein befriedigendes Verständniss für die morphologische Bedeutung des Ganglienzellstranges. Das Organ entspricht einem Theil des primären Nervenrohres der Larven und zwar dem Abschnitt, der den hinteren Rumpf durchzieht und das vordere in Flimmergrube und Canal sich umbildende Stück mit dem Caudalrohr verbindet. Es ist also homolog dem unpaaren Dorsalnerv der Appendicularien, doch unterscheidet sich dieser dadurch, dass er im Rumpf keine Zellen führt, sondern in der Regel erst nachdem er in den Ruderschwanz übergetreten ist, von Ganglienzellen stellenweise bedeckt wird. In der Ascidienlarve liegt ventral von diesem Abschnitt des Nervenrohres das sog. Rumpfganglion, das aber überall bei der Metamorphose eine vollkommene Rückbildung zu erfahren und in den Ganglienzellstrang nicht einbezogen zu werden scheint. Die Auflösung des als nervöses Centralorgan der Larven functionirenden Rumpfganglions und die völlige Rückbildung des Ruderschwanzes einerseits, sowie andrerseits die Neubildung des definitiven Ascidiengehirns vom vorderen Theil des Neuralrohrs aus bedingen nothwendiger Weise eine veränderte Bedeutung des zum Ganglienzellstrang gewordenen Abschnittes des Nervenrohres. Nur bei *Distaplia* sind bislang vom Ganglienzellstrang ausstrahlende Nerven mit einiger Bestimmtheit beobachtet worden, Faserstränge, die den Kiemensack, Herz, Magen und Eierstock innerviren (Kowalevsky). Nach den oben mitgetheilten Angaben Ussow's versorgen dagegen bei allen anderen Ascidien die neu auftretenden Gehirnnerven auch alle Eingeweide, sodass der Ganglienzellstrang fast alle seine Bedeutung verloren hat und zu einem rudimentären Organe geworden ist.

V. Die Flimmergrube und Neuraldrüse.

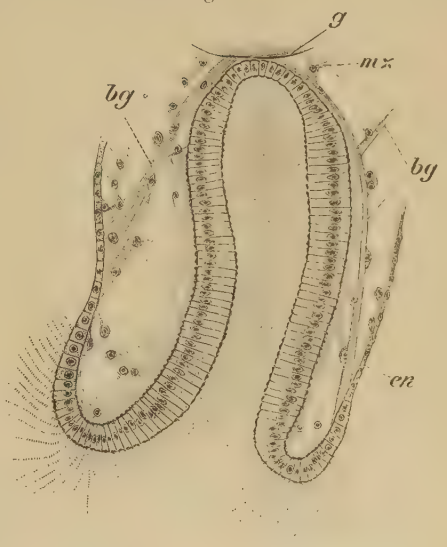
So wie das gesammte Nervensystem entwickeln sich auch die Flimmergrube und Neuraldrüse aus dem primären Nervenrohr des Embryos oder der Knospe. Der vorderste Abschnitt des Neuralrohrs bricht frühzeitig in den Kiemendarm durch und bildet sich zur Flimmergrube um; diese bleibt durch einen langen Canal mit dem hinteren zum Ganglienzellstrang gewordenen Theil verbunden. Aus den Wandungen des Canals entwickelt sich die Neuraldrüse, deren Lumen sich direct oder indirect in den Canal und durch diesen in die Flimmergrube öffnet, sodass alle drei Gebilde miteinander in innigstem Zusammenhang stehen. Bei den verschiedenen Ascidien zeigen diese Organe eine sehr wechselnde Ausbildungsstufe. Die einfachsten Fälle schliessen unmittelbar an das Appendicularienstadium an, während die complicirtesten Formen der Flimmergrube und Neuraldrüse sich weit über dieses erheben.

1. Die Flimmergrube.

Das allgemein verbreitete Vorkommen der Flimmergrube bei einfachen und zusammengesetzten Ascidien wurde zuerst durch Savigny festgestellt, der das Organ als „tubercule antérieur ou voisin du ganglion" bezeichnete. Spätere Untersucher haben demselben Gebilde eine ganze Reihe verschiedener Namen gegeben, die sich zum Theil auf die Lage oder den Bau, zum Theil auf die vermeintliche Function oder morphologische Bedeutung bezogen (branchial tubercle: Hancock; dorsal tubercle: Herdman; Flimmergrube, organe vibratile, ciliated organ: die meisten älteren Autoren; Geruchsgrube: Ganin, Fol, Ussow; tubercule hypophysaire oder Hypophysis: Julin, Van Beneden; tubercule hypoganglionnaire: Maurice*).

Gestalt. Im einfachsten Fall erscheint die Flimmergrube, ähnlich wie bei den Appendicularien, als ein kleines dorsal gelegenes Wimpersäckchen, das vorn mit weiter trichterförmiger Oeffnung median in die dorsale Praebranchialzone des Kiemendarmes dicht vor dem Flimmerbogen, mehr oder minder weit hinter dem Tentakelkranz mündet und hinten zum Flimmergrubencanal allmählich sich verjüngt. Gewöhnlich ist die Flimmergrube in seitlicher Richtung mehr oder minder stark comprimirt, sodass ihr Querschnitt elliptisch (Fig. 6, Taf. XVII) und selbst schlitzförmig erscheint. Manchmal bilden sich auch symmetrische seitliche Ausbuchtungen, und das Organ zeigt sich dann im optischen Durchschnitt etwa kreuzförmig (*Polycarpa pilella*; Textfigur 55 *A*). Zuweilen aber macht sich schon auf diesem einfachen grubenförmigen Stadium eine Asymmetrie bemerklich, indem eine bogenförmige Krümmung eintritt, in der Weise, dass die rechte und linke Aussenwand nicht mehr spiegelbildlich gleich bleiben, sondern die eine convex, die andere concav werden (*Clavelina lepadiformis*; Textfigur 54). Die Grösse dieser noch einfach gestalteten Flimmergrube kann bei ver-

Fig. 54.



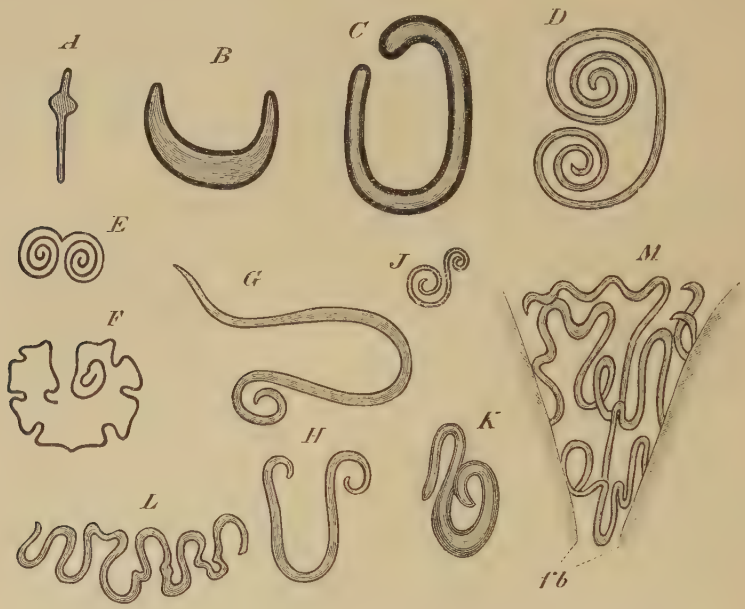
Schnitt durch die Flimmergrube von *Clavelina lepadiformis*. $^{500}/_{1}$.
bg = Bindegewebsstränge; *en* = Entoderm; *g* = Ganglion; *mz* = Mesenchymzellen.

*) Strenggenommen bezeichnet Maurice als tubercule hypoganglionnaire nur den Mündungstheil der Flimmergrube und nennt deren Haupttheil organe vibratile. Zu einer derartigen Scheidung und verschiedenen Benennung der histologisch ganz gleichartig sich verhaltenden Theile eines Organs liegt meines Erachtens keine Veranlassung vor.

schiedenen Formen sehr beträchtlich verschieden sein. So ist z. B. die Oeffnung bei *Clavelina* reichlich viermal so lang als bei *Botryllus* (vgl. Fig. 3 und 6, Taf. XVII).

Da, wo die Flimmergrube eine bedeutendere Grösse erreicht, wird auch ihre Gestalt in der Regel complicirter. Die Oeffnung erhält allmählich ein horn- und hufeisenförmiges Aussehen (*Ascidia meridionalis*

Fig. 55.



Verschiedene Formen der Flimmergrube. (Nach Herdman.)
A = *Polycarpa pilella* Herd. $^{50}/_{1}$. *B* = *Ascidia meridionalis* Herd. $^{50}/_{1}$. *C* = *Ascidia falcigera* Herd. $^{50}/_{1}$. *D* = *Cynthia cerebriformis* Herd. $^{50}/_{1}$. *E* = *Ascopera gigantea* Herd. $^{1}/_{1}$. *F* = *Rhabdocynthia complanata* Herd. schwach vergr. *G* = *Culeolus Moseleyi* Herd. $^{50}/_{1}$. *H* = *Cynthia fissa* Herd. $^{50}/_{1}$. *I* = *Polycarpa tinctor* Q. u. G. schwach vergr. *K* = *Molgula Forbesi* Herd. $^{50}/_{1}$. *L* = *Ascidia translucida* Herd. $^{50}/_{1}$. *M* = *Ascidia pyriformis* Herd. $^{50}/_{1}$. In *E* und *F* ist das Lumen der Flimmergrube durch einen Contur angedeutet. *fb* = Flimmerbogen.

Textfigur 55 *B*) und wird füglich kreisähnlich oder mehr oder minder stark elliptisch längsgestreckt (*Ciona intestinalis*, Fig. 7, Taf. XVI; *Ascidia falcigera* Textfigur 55 *C*). Indem die beiden Schenkelspitzen miteinander verwachsen, erscheint endlich die Flimmergrubenmündung wie ein Wallgraben geschlossen. Das ganze Organ bildet nunmehr einen doppelwandigen Sack oder einen Doppeltrichter, und das Flimmergrubenlumen entspricht dem von den beiden Wänden umschlossenen Raum (*Styela bicolor* Sluiter; vgl. hier auch Fig. 9, Taf. XVI). Weitere Complicationen kommen dadurch zu Stande, dass die beiden Schenkeläste sich spiralig einrollen. Dies kann nach innen zu (*Cynthia cerebriformis*, Textfigur 55 *D*, *Ascopera gigantea*, Textfigur 55 *E*), oder auch nach aussen zu und dann gewöhnlich

in etwas unregelmässiger Weise erfolgen (*Culeolus Moseleyi*, Textfigur 55 *G*). Nicht selten rollt sich der eine Ast nach innen, der andere nach aussen zu ein (*Cynthia fissa*, Textfigur 55 *H*), und die Flimmergrubenöffnung bildet dann eine mehr oder minder unregelmässige Schleife. Die Stellungen des Hufeisens und der Schleife können, wie aus den stets in gleicher Orientirung gezeichneten Abbildungen der nebenstehenden Holzschnitte sofort ersichtlich ist, verschieden sein: der Schleifenbogen ist bald nach vorn, bald nach hinten, bald endlich nach rechts oder links gerichtet. Manchmal sind die Schenkeläste nicht nur eingerollt, sondern gleichzeitig auch zickzackförmig ein- und ausgebuchtet (*Rhabdocynthia complanata*, Textfigur 55 *F*). Häufig ist das Organ S-förmig gekrümmt (*Polycarpa tinctor*, *Molgula Forbesi*, Textfigur 55 *I*, *K*), und zuweilen gleicht es einem einfach schlangenförmigen (*Ascidia translucida*. Textfigur 55 *L*) oder einem vielfach schleifenförmig sich durcheinander windenden Bande (*Ascidia pyriformis*, Textfigur 55 *M*).

Diese letzteren Formen leiten hinüber zu den Fällen, in denen die Flimmergrube nicht mehr einheitlich, sondern in eine mehr oder minder grosse Zahl selbständiger Theile aufgelöst erscheint. Ein sehr interessantes Beispiel hat Herdman (1882) bei *Cynthia irregularis* beobachtet. Hier finden sich in einem grossen Hufeisen angeordnet mehr als $^1/_2$ Dutzend isolirter Flimmergruben von sehr verschiedenem Bau und wechselnder Grösse nebeneinander. Einzelne sind oval und ringförmig ziemlich einfach gestaltet, die complicirtesten stellen vielfach gewundene krausenartige Bänder dar (vgl. Textfigur 67 *B*).

Bei *Phallusia mammillata* steigt, wie zuerst Ussow nachgewiesen hat, die Zahl der isolirten von gelben Pigmentzellen umgebenen Flimmergruben bis auf ungefähr 200, nach Julin und Roule bis auf mehr als 500; alle Gruben stehen untereinander durch ein wohl entwickeltes, nur im Alter zuweilen im vorderen Abschnitt etwas reducirtes Canalsystem in Verbindung. Vorn findet sich median die als „Primärtrichter" bezeichnete Grube, die in den Kiemendarm mündet und ein kleines einfaches Wimpersäckchen darstellt. Weiter hinten folgen sich, zuerst in weiteren Abständen, dann immer dichtgedrängter, die übrigen „secundären Flimmergruben oder Säckchen" (vgl. Textfiguren 58 und 58 *A*, *B*). Diese stellen ebenfalls einfache Wimpersäckchen dar, variiren aber nicht unerheblich in der Form und Grösse und münden rechts und links der Medianebene nahe in die Peribranchialräume und nicht mehr direct in den Kiemendarm (Fig. 1 und 2, Taf. XVII). Roule (1884) behauptet allerdings, dass weitaus die grösste Zahl der Flimmergruben in die Kiemenhöhle münde und dass nur ganz vereinzelte Flimmersäckchen, die in abnormaler Weise verlagert seien, in die Peribranchialräume durchbrächen. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass diese Angabe auf einem Irrthum beruht. Denn wenn Roule die vermeintlich abnormalen Oeffnungen in den Peribranchialraum dadurch erklärt, dass die betreffenden Flimmergruben an ganz besonders langen Secundärcanälchen sitzen und daher weiter vor-

geschoben werden, so ist dem entgegenzuhalten, dass gerade umgekehrt die Entfernung bis zum Kiemendarm eine grössere ist als bis zu den Peribranchialräumen. Bei der grossen Zahl der Flimmergruben ist es erklärlich, dass diese sich über eine ziemlich ansehnliche Strecke vertheilen. So erstreckt sich z. B. bei einem 11,5 cm langen Thier die Flimmergrubenregion über 3 cm Länge (Julin). — Auch bei *Ascidia Marioni* fand Roule zahlreiche Flimmergruben; doch sind es hier gewöhnlich nur 12—15, höchstens 20 kleine hintereinander gelegene Wimpersäckchen, die sämmtlich rechts und links von der Dorsalfalte in den Kiemendarm sich öffnen sollen. Der vorderste „Primärtrichter" unterscheidet sich von den hinteren nur durch eine geringere Grösse. Die Flimmergrubenzone erreicht auch hier ungefähr $^1/_3$ der gesammten Körperlänge. Neuerdings hat Metcalf (1897) bei *Ascidia atra* ganz ähnliche Verhältnisse im Flimmergrubenbau aufgefunden, wie sie eben für *Phallusia mammillata* beschrieben worden sind. Die Zahl der durch Nebencanälchen dem Hauptcanal verbundenen secundären Flimmergruben beträgt über 100. Während diese einfache kleine Flimmertrichter darstellen, die in den Peribranchialraum sich öffnen, mündet das vorderste Ende des Hauptcanals durch eine etwas grössere hufeisenförmige Flimmergrube (Primärgrube) in den Kiemendarm.

Histologische Beschaffenheit. Stets werden die Wandungen der Flimmergrube von einem durchaus einschichtigen Epithel gebildet. Die Zellen sind vorherrschend prismatisch gestaltet; am hintersten Ende, an der Uebergangsstelle in den Canal, und vorn, wo das Flimmergrubenepithel in den Kiemendarm übergeht, werden die Zellen niedriger, mehr cubisch (Fig. 1, 2, 3, Taf. XVII). Die etwas längsgestreckten Kerne liegen vorwiegend in den äusseren, der Leibeshöhle zugekehrten Zellenden, während an der das Lumen begrenzenden Seite überall Cilien sich entwickeln. Es scheint, dass jede Zelle immer nur eine Geissel bildet, die den Zellkörper gewöhnlich um ein Mehrfaches an Länge übertrifft, sodass in der Mitte der Grube die an den gegenüberliegenden Wänden entspringenden Geisseln einander berühren oder ineinander greifen. In conservirten Thieren sind in der Regel die Cilien gegen das Hinterende der Flimmergrube gekrümmt (Fig. 1—3, Taf. XVII; Textfigur 54). Gewöhnlich sitzen sie mit etwas verbreiterter Basis einem in Hämatoxylin sehr intensiv färbbaren Endstück des Zellkörpers auf (Fig. 4, Taf. XVII). Zuweilen finden sich auch an den gegenüberliegenden Zellenden winzige stark färbbare Verdickungen, die knopfförmig in die Leibeshöhle vorspringen. Ihre Bedeutung ist mir nicht klar geworden; vielleicht handelt es sich um Nervenendigungen (vgl. Textfigur 54).

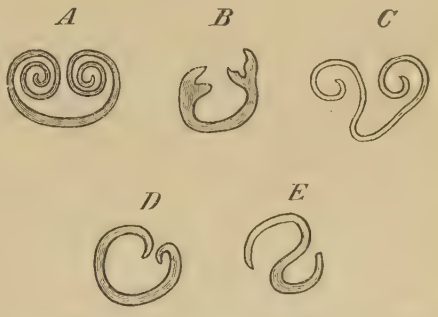
Die Geisselbekleidung beschränkt sich nicht auf die Grube selbst, sondern erstreckt sich auch auf die allernächste Nachbarschaft des Kiemendarmepithels an der Grubenmündung. Es scheint aber, dass fast nirgends ein directer Zusammenhang mit der Bewimperung des Flimmerbogens besteht und dass stets eine, wenn auch häufig nur äusserst schmale, wimperlose Zwischenzone vorhanden ist. In einzelnen Fällen (z. B. *Botrylloides*

fulgurale Herd.) scheint eine solche Zone zu fehlen, und beide Organe sind durch ein Flimmerband verbunden. Bei *Corella parallelogramma* sollen nach Julin ausschliesslich im Bereiche des Lumens der Flimmergrube Geisseln vorkommen, und der äussere Grubenrand soll flimmerlos sein.

An der von der Leibeshöhle umschlossenen Wand der Flimmergrube findet sich weit verbreitet eine feine membranartige Endothelschicht (membrane anhyste). Bei den grösseren Monascidien ist sie in der Regel durch eine homogene structurlose Schicht (substance anhyste) von der Flimmergrubenwand geschieden (Julin), während sie bei den kleinen Synascidien (*Fragaroides*, Maurice) dieser dicht anliegt. Das platte Endothel ist aus Bindegewebszellen hervorgegangen und führt noch einzelne weit zerstreute flache Kerne. An seiner Aussenseite inseriren sich andere verschieden geformte Bindegewebszellen, die in der die Leibeshöhle erfüllenden Gallerte stecken und zum Theil zu stärkeren faserigen Strängen zusammentreten können (Fig. 3, Taf. XVII, Textfigur 54).

Individuelle Verschiedenheiten. Da, wo bei den Monascidien die Flimmergrube eine complicirtere Gestalt erlangt, erweist sie sich häufig bei den verschiedenen Individuen einer Species recht variabel geformt. Bei *Ascidiella aspera* traf Lahille neben der typischen Spiralschleife (Textfigur 56 *A*) mehr oder minder unregelmässige hufeisen- oder V-förmige Schleifengebilde (*B*, *C*), und ähnlich erscheint zuweilen bei *Ascidiella cristata* Risso an einem Ast die gewöhnlich nach innen eingerollte Spirale nach aussen gekehrt und daher die Symmetrie gestört (Heller). Bei *Ciona intestinalis* findet sich sogar zuweilen statt der typischen Hufeisenform eine S-förmige Schleife (Textfigur 56 *D*, *E*).

Fig. 56.



Halbschematische Darstellung von individuellen Verschiedenheiten der Gestalt der Flimmergrube.

A, *B*, *C* = *Ascidiella aspera* O. F. M. (Nach Lahille.) *D*, *E* = *Ciona intestinalis*.

Diese individuellen Variationen sowie die oben (p. 297 fg.) angeführten Beispiele für die verschiedenen Formstufen der Flimmergruben bezeugen bereits, dass die Gestalt des Flimmerorgans für die Beurtheilung der systematischen Stellung einer Ascidie von nur untergeordneter Bedeutung ist oder doch mindestens nicht die Wichtigkeit beanspruchen darf, die ihr namentlich Traustedt zuerkennt. Das haben bereits Kupffer und Herdman betont. Im allgemeinen finden sich zwar die einfachen grubenförmigen Organe nur bei den Cormascidien, die complicirteren hufeisen- und schleifenförmigen nur bei den Monascidien, doch fehlt es nicht an zahlreichen Ausnahmen. Unter den Monascidien haben z. B. *Molgula pyriformis*, *Eugyra kerguelenensis*, *Polycarpa pilella* und *P. natalensis* einfache säckchenförmige Flimmergruben.

Das einfache grubenförmige Flimmerorgan der Cormascidien bietet natürlich nur wenig Modificationen und erscheint daher in den verschiedenen Familien immer in den gleichen Formen. Aber bei den Monascidien, bei denen die Gestalt des Organs beträchtliche Mannigfaltigkeiten zeigt, finden sich alle Verschiedenheiten in den einzelnen Familien oder auch in den artenreicheren Subfamilien nebeneinander vor. Ja auch innerhalb einer Gattung begegnet man den verschiedensten Formen der Flimmergruben. Dies ergibt sich z. B. deutlich für das Genus *Ascidia* aus den vier Abbildungen *B, C, L, M* in Textfigur 55 (p. 298); doch sind damit noch lange nicht alle Verschiedenheiten des Organs bei dieser Gattung gekennzeichnet. Bei *Ascidia tenera* ist das Organ noch nicht so stark hornförmig gekrümmt wie bei *Ascidia meridionalis*, und sein Lumen gleicht noch mehr einem quergestellten Schlitz. Bei anderen Species dieser Gattung tritt wieder die Spiralschleife oder die V-förmige Schleife auf. Die Gestalt der Flimmergrube hat hier also als Gattungsmerkmal keinen Werth, und die oben mitgetheilten Beispiele der individuellen Variation lehren, dass sie häufig nicht einmal für die Speciesdiagnose von Bedeutung ist. Meines Erachtens erscheint daher auch die Schlussfolgerung, die Metcalf gezogen hat, nicht haltbar. Der oben beschriebene eigenthümliche Bau des Flimmergrubenapparates bei gewissen Formen der Gattungen *Ascidia* und *Phallusia* scheint ihm ein so wichtiges Moment zu sein, dass er die Vertheilung jener drei Arten auf zwei verschiedenen Gattungen trotz der vorhandenen anderen Organisationsverschiedenheiten für nicht gerechtfertigt hält, sondern sie in einer Gattung zusammengefasst wissen will.

Physiologische Bedeutung. Die physiologische Bedeutung der Flimmergrube hat eine verschiedene Beurtheilung erfahren und ist bis auf den heutigen Tag nicht in völlig befriedigender Weise festgestellt. Die ältere Auffassung, die auch gegenwärtig noch von zahlreichen Forschern getheilt wird, sah in der Flimmergrube ein Sinnesorgan, das dazu bestimmt sein sollte, die chemischen Qualitäten des eintretenden Athmungswassers zu prüfen, sei es als Geruchs-, sei es als Geschmacksorgan (Hancock, Ganin, Fol, Lacaze-Duthiers, Ussow u. A.). In der That ist auch die Lage des Organs in der nächsten Nähe der Mundöffnung für eine derartige Function überaus geeignet, und das einzige oben bereits (p. 109) erwähnte Experiment Fol's an Appendicularien ist mit einer derartigen Deutung sehr wohl vereinbar, wenn es auch allerdings kein stricter Beweis für sie ist. Die gegenwärtig vorliegenden histologischen Befunde aber, die ich oben mitgetheilt habe, scheinen mit der Bedeutung der Flimmergrube als Sinnesorgan nicht recht übereinzustimmen, da eine directe Innervirung der Wandzellen sich nicht hat nachweisen lassen (vgl. oben p. 291). Doch muss an dieser Stelle daran erinnert werden, dass das Studium der feinsten Nervenverzweigungen und Endigungen bei Tunicaten mit Hilfe der neuen Untersuchungsmethoden überhaupt noch nicht in Angriff genommen worden ist, sodass die bisherigen negativen

Befunde durchaus nicht als beweiskräftig gelten können. Daher halte ich noch immer die Deutung der Flimmergrube als ein chemisches Sinnesorgan für die wahrscheinlichste.

Wie aus den beiden folgenden Abschnitten zu entnehmen sein wird, steht die Flimmergrube durch einen Canal mit der Neuraldrüse in directem Zusammenhang. Bald nachdem diese Beziehung erkannt worden war, schien man geneigt, der Flimmergrube jede selbständige physiologische Bedeutung abzusprechen und dieses Gebilde lediglich als das verbreiterte Ende des Ausführungsganges zu betrachten, das die Ausscheidungsproducte der Drüse in den Kiemendarm zu befördern hätte (Julin). Es mag sein, dass das eine wichtige Aufgabe der Flimmergrube ist, aber ich glaube mit Herdman und Maurice, dass damit ihre physiologische Bedeutung durchaus nicht erschöpft zu sein braucht, sondern dass sie gleichzeitig sehr wohl auch als Sinnesorgan functioniren könne.

Eine eigenthümliche Auffassung hat Sheldon (1888) vertreten. Die ursprüngliche Bedeutung der Flimmergrube sei die, dem Gehirn Luft zuzuführen (aerates the brain). Diese Function gehe allerdings bei den meisten ausgebildeten Ascidien (*Amaroucium, Ascidia, Ciona*) verloren im Zusammenhange mit der erst secundär sich entwickelnden drüsigen Beschaffenheit des hinteren Abschnittes, und die vordere Flimmergrube sei daher nur noch als Ausführungsgang für die Drüsensecrete thätig.

2. Der Flimmergrubencanal.

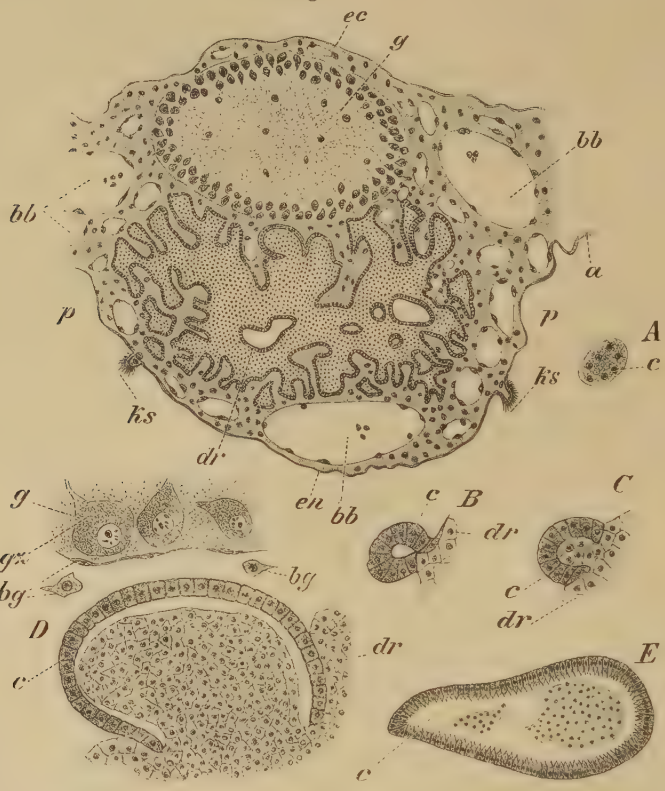
Das Hinterende der Flimmergrube zieht sich in einen Canal aus, der sich mehr oder minder weit nach hinten erstreckt und in die Neuraldrüse führt. Auf jugendlichen Entwicklungsstadien lassen sich Canal und Flimmergrube nicht scharf voneinander abgrenzen, denn beide entstehen aus dem vorderen neben der larvalen Sinnesblase verlaufenden Abschnitt des Neuralrohres des Embryos. Erst später differenzirt sich der vorderste in den Kiemendarm geöffnete Theil in einer selbständigen Weise zur Flimmergrube, während der hintere canalartig bleibt und an ganz bestimmten Stellen durch Proliferiren seiner Wandung das definitive Ganglion und die Neuraldrüse entstehen lässt. Das Gehirnganglion schnürt sich weiterhin zu einem selbständigen Gebilde ab, die Neuraldrüse bleibt dagegen zeitlebens mit dem Canal innig verbunden, sodass dieser als ihr Ausführungsgang erscheint. In der Regel sind auch im entwickelten Thier Ganglion und Canal dicht aneinandergepresst. Zuweilen aber schiebt sich, entgegen den Behauptungen früherer Autoren, zwischen beide Gebilde eine dünne Bindegewebsschicht ein (vgl. Textfigur 57 *D*).

a. Das primitivste an die larvalen Stadien erinnernde Verhalten des Flimmergrubencanals hat Calman bei der von ihm aufgestellten Gattung *Julinia* (*J. australis*) nachgewiesen. Hier lässt sich der Canal weder vorn von der Flimmergrube noch hinten und ventral von der Drüse scharf abgrenzen; alle drei Gebilde erscheinen wie ein einheitliches röhren-

förmiges Organ, in welchem die vorderen Zellen Geisseln tragen, während hinten Drüsenzellen auftreten (vgl. Textfigur 60 auf p. 311).

b. In allen anderen Fällen erscheint der Canal schärfer gesondert und selbständiger. Vorn erweitert er sich zwar häufig ganz allmählich zur Flimmergrube, doch lässt sich diese in der Regel durch ihre Geissel-

Fig. 57.



Querschnitt durch die Mitte der Ganglionregion von *Ciona intestinalis* circ. $^{60}/_{1}$. *A* = Schnitt durch das strangförmige hintere Ende des Flimmergrubencanals $^{400}/_{1}$. *B*, *C*, *D* = Schnitte durch die mittlere mit der Drüse verbundene Canalregion $^{400}/_{1}$. *E* = Schnitt durch das vordere Canalende $^{270}/_{1}$. *a* = äussere Peribranchialwand; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebszellen; *c* = Flimmergrubencanal; *dr* = Neuraldrüse; *ec* = ektodermales Hautepithel; *en* = Entodermepithel des Kiemendarmes; *g* = Ganglion; *gz* = Ganglienzellen; *ks* = Kiemenspalten; *p* = Peribranchialraum.

auskleidung deutlich und scharf umgrenzen. Hinten scheint der Canal bei fast allen Ascidien sich in den oben (p. 293) beschriebenen Ganglienzellstrang fortzusetzen, ohne dass sich zwischen beiden Gebilden eine bestimmte Grenze feststellen liesse. Das erklärt sich zur Genüge aus der gleichen Entstehung dieser Organe aus dem embryonalen Nervenrohr. Doch wird man im allgemeinen das Canalende nicht hinter den Bereich des Ganglions verlegen dürfen.

Nicht nur bei den Synascidien, sondern wahrscheinlich auch bei allen Monascidien lassen sich auf dieser höheren Ausbildungsstufe des Organs drei Abschnitte im Canal unterscheiden. Der vorderste in die Flimmergrube mündende stellt eine Röhre dar, deren Querschnitt in der Regel mehr oder minder kreisähnlich gestaltet ist, zuweilen allerdings in einer Richtung sehr stark comprimirt, fast schlitzförmig erscheint (Textfigur 57 *E*). Die Weite des Lumens ist sehr variabel; zuweilen ist sie so gering, dass sie nicht einmal die Wanddicke erreicht, in anderen Fällen (*Ciona intestinalis*) ist sie recht ansehnlich, besonders im vordersten Theil. Die Länge dieses Canalabschnittes zeigt ebenfalls erhebliche Verschiedenheiten. Da, wo die Neuraldrüse unmittelbar hinter der Flimmergrube mündet, ist der vorderste Canaltheil auf ein winziges Stück reducirt (*Fragaroides aurantiacum*). Sehr häufig ist er von ungefähr der gleichen Länge wie die Flimmergrube selbst (vgl. Fig. 9, Taf. XVI; Fig. 3, Taf. XVII), zuweilen wird er noch länger (z. B. bei *Ascidiella venosa* circ. 2 mm), und bei den Formen, bei welchen Ganglion und Neuraldrüse weit hinten in beträchtlicher Entfernung von der Flimmergrube liegen, erreicht der Canal eine sehr bedeutende Grösse (z. B. bei *Ascidia mentula* circ. 2 cm).

Der Mittelabschnitt des Flimmergrubencanals umfasst die Region der Neuraldrüsenmündung. Er bildet eine längere oder kürzere Rinne, deren offene Seite der Drüse direct aufliegt und deren Wand in das Drüsenepithel übergeht (Textfigur 57 *B—D*). Die Drüse stellt also hier gewissermaassen einen erweiterten Theil der Canalwand dar, und das erklärt sich zur Genüge daraus, dass ontogenetisch jene durch Wucherung von dieser letzteren entsteht. Nach hinten zu verjüngt sich häufig die Rinne recht beträchtlich, krümmt sich allmählich immer stärker und hebt sich endlich als vollständiges Rohr von der Neuraldrüse ab, um als Hinterabschnitt des Flimmergrubencanals selbständiger zu werden.

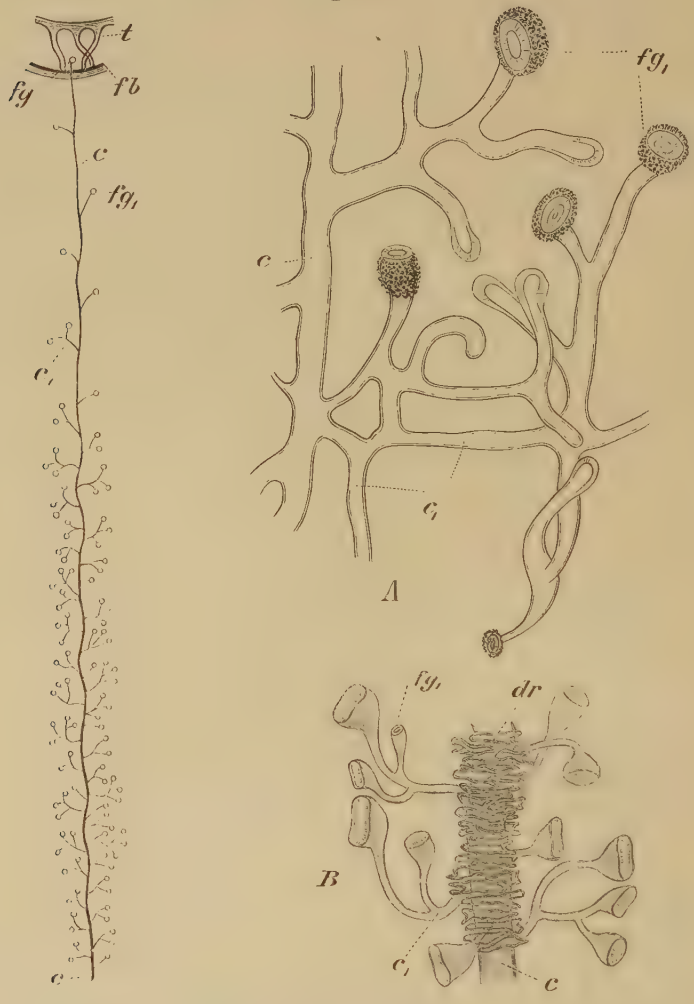
Dieser Hinterabschnitt bildet stets ein sehr enges Rohr, dessen Lumenweite zumeist nicht einmal die Dicke der Wandung erreicht. Im Endtheil schwindet häufig das Lumen vollständig, und der Canal wird zu einem soliden Strang, der sich ohne scharfe Grenze in den Ganglienzellstrang fortsetzt (*Clavelina* in Fig. 3, Taf. XVII; *Ciona* in Textfigur 57 *A*).

c. Wohl nur als eine Modification dieses Stadiums der Canalentwicklung möchte die Form des Flimmergrubencanals aufzufassen sein, die Van Beneden und Julin (1884) für *Molgula* (*Gymnocystis*) *ampulloides* beschrieben haben. Nachdem der Canal von der Flimmergrube aus seitlich beim Ganglion vorbei gewachsen und auf dessen Dorsalseite gelangt ist, erweitert er sich zu einer ziemlich geräumigen Blase. Diese gabelt sich in zwei hinten blind endigende Aeste, die ganz im Bereiche des Ganglions liegen und nach hinten sich nicht über dieses hinaus erstrecken und auch nicht in einen Ganglienzellstrang fortsetzen sollen. In die beiden Aeste münden die Canäle der Neuraldrüse ein.

d. Am complicirtesten gestaltet sich das Canalsystem bei *Phallusia mammillata* (Ussow, Julin, Herdman), *Ascidia Marioni* (Roule) und

Ascidia atra (Metcalf) im Zusammenhang mit dem Auftreten zahlreicherer selbständigen Flimmergruben. Ueberall findet sich ein langer median

Fig. 58.



Schematische Darstellung des Flimmergruben- und Canalsystems von *Phallusia mammillata*. Circa $^{5}/_{1}$.

A (Nach Julin.) Drüsencanalverästelungen im Mittelabschnitt des Flimmergrubencanals bei einem halb erwachsenen Thier $^{73}/_{1}$. *B* Schematische Darstellung des weiter vorn gelegenen Canalsystems in einem erwachsenen Thier. *c* = Principalcanal oder Flimmergrubencanal; c_1 = secundäre und tertiäre Canälchen; *dr* = accessorische Neuraldrüse; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = primäre Flimmergrube; fg_1 = secundäre Flimmersäckchen; *t* = Tentakel.

verlaufender Hauptcanal, der die Drüse mit dem vordersten Primärtrichter in Verbindung setzt. Bei *Phallusia mammillata* verläuft er nicht ganz gerade gestreckt, sondern in einer schwach gewellten mehr als 3 cm

langen Schlangenlinie, und überdies variirt die Weite seines Lumens nicht unerheblich an den verschiedenen Stellen. In alten Thieren scheint zuweilen eine Rückbildung des vordersten Theiles einzutreten, sodass der Gang nicht mehr bis zur vordersten Grube reicht. An den Hauptcanal setzen sich die zu den accessorischen Flimmergruben oder Säckchen führenden secundären Canälchen an. Bei *Ascidia Marioni* sind deren nur wenige, kaum ein Dutzend, vorhanden; bei den anderen Formen sind sie ausserordentlich zahlreich und selbst wieder mit tertiären Canälchen besetzt (Textfigur 58 *A* und *B*). Nicht alle dieser feineren Gänge führen zu Flimmergruben, sondern zahlreiche endigen blind mit kolbenförmigen Erweiterungen. Diese letzteren können wohl als jugendliche Anlagen noch nicht fertig gebildeter Flimmergruben betrachtet werden. —

In histologischer Beziehung verhalten sich in allen Fällen die Flimmergrubencanäle sehr einfach. Die Wandungen sind stets durchaus einschichtig und bestehen aus pflastersteinähnlichen mehr oder minder stark abgeflachten oder auch etwas höheren prismatischen Zellen, die sich in der Regel stärker als die Elemente der Drüsenwand färben. Die Zellformen können an verschiedenen Stellen des Canals verschieden sein. Im allgemeinen erscheinen sie aber im Bereiche eines durch das Rohr geführten Querschnittes gleichartig; nur zuweilen (*Fragaroides*, *Goodsiria dura*) unterscheidet sich im Hinterabschnitt die dem Ganglion zugekehrte Dorsal- resp. Ventralwand durch beträchtlich stärkere Zellen von den anderen Wänden. In vereinzelten Fällen (*Ciona intestinalis* nach Roule) wurde im vorderen Canaltheil eine Bewimperung im lebenden Thier deutlich erkannt, und auch ich sehe im conservirten Material die Zellen in feine Fortsätze auslaufen (Textfigur 57 *E*).

In sehr zahlreichen Fällen, namentlich bei den kleineren Synascidien, sind im Canallumen bislang keine zelligen Elemente, sondern höchstens eine leicht geronnene farblose Flüssigkeit nachgewiesen worden. Bei Monascidien sind dagegen Zellen recht häufig im Canal zu beobachten (*Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*, *Ascidiella venosa*, *Corella parallelogramma*). Sie finden sich da vorzugsweise im mittleren Canalabschnitt (Textfigur 57 *C* und *D*), doch erstreckt sich ein Zellpfropf zuweilen auch mehr oder minder weit in den Vorderabschnitt hinein (Textfigur 57 *E*), und Roule fand selbst in der Flimmergrube noch abgestossene Zellen vor, was ich allerdings niemals beobachtet habe. Die Zellen sind identisch mit den das Lumen der Neuraldrüse erfüllenden Elementen, die im folgenden Abschnitt behandelt werden sollen.

3. Die Neuraldrüse.

Die Neuraldrüse wurde zuerst von Hancock (1868) als ein besonderes neben dem Ganglion bestehendes Gebilde beschrieben. Savigny und die älteren Autoren wandten zu schwache Vergrösserungen an, um die Drüse vom Gehirnganglion oder auch von der Flimmergrube scharf unterscheiden zu können. Lacaze-Duthiers (1874) fand das Organ bei seiner *Anurella*

roscovita und erkannte dessen drüsige Natur; er nannte es „glande prénervienne". Bald darauf haben Nassonoff (1877) und besonders Ussow (1876) die Drüse eingehender untersucht; der letztere nennt sie Drüse des Geruchsorgans und weist auf gewisse Aehnlichkeiten mit dem Bau der Hypophysis cerebri der Vertebraten hin. Aber erst Julin (1881) vermochte es mit Unterstützung Van Beneden's, dem Gegenstande die allgemeinere Aufmerksamkeit zuzuwenden, weniger vielleicht durch die Aufdeckung überraschender neuer Thatsachen, da diese ja im wesentlichen durch seine Vorgänger bereits festgestellt waren, als vielmehr durch die bestimmte Weise, in der er die Drüse und die Flimmergrube der Tunicaten mit gewissen Organen der Wirbelthiere homologisirte. Durch eine neue Benennung jener Tunicatenorgane und durch irrthümliche Angaben über deren Bildungsweise im Embryo haben die Hypothesen der belgischen Forscher leichter allgemeinere Verbreitung gefunden. So wie die Flimmergrube einfach den Namen „Hypophysis" oder „tubercule hypophysaire" erhält, wird die Neuraldrüse zur „glande hypophysaire". Spätere Forscher haben aber doch bald wieder umsichtiger geurtheilt und diese sich lediglich auf hypothetische Speculationen gründenden Bezeichnungen wieder fallen lassen. Herdman nennt die Drüse: Neuraldrüse (neural gland); andere bezeichnen sie als Subneuraldrüse, was aber vielleicht wegen der wechselnden Lage bald dorsal, bald ventral vom Ganglion nicht sehr zweckmässig ist. Roule (1884) und Maurice (1888) endlich gebrauchen die Benennung: glande hypoganglionnaire.

Lage. Bei den meisten Ascidien liegt die Neuraldrüse auf der Ventralseite des Ganglions, und zwischen beiden Organen verläuft der Flimmergrubencanal. Wie aber schon Lacaze-Duthiers (1874) für *Molgula* (*Anurella*) *roscovita* und Ussow (1876) für *Cynthia microcosmus* Cuv. nachgewiesen haben, findet sie sich häufig auch an anderen Stellen. Oft liegt sie dorsal vom Gehirn, und auch der Canal verläuft dann auf der Rückenseite des Ganglions, diesem mehr oder minder innig angeschmiegt. Eine gleiche dorsale Lage der Drüse ist bereits für eine oder mehrere Arten der Gattungen *Cynthia*, *Polycarpa*, *Molgula*, *Boltenia*, *Botryllus* (Textfigur 59), *Goodsiria* nachgewiesen worden, und es scheint, dass damit ein für alle Species gültiges Gattungsmerkmal gegeben ist*). Uebrigens stellen die rein dorsale und ventrale Lage der Neuraldrüse nur die beiden Extreme recht variabler Lagebeziehungen dar. So fand ich, dass bei *Phallusia mammillata* das Hinterende der allerdings im Alter stark reducirten Neuraldrüse von der Ventralseite des Ganglions auf dessen rechte Seite weit dorsal zu rückt; und umgekehrt sah ich bei *Cynthia papillosa* den canalartigen Hinterabschnitt von der Dorsalseite

*) In einer soeben erschienenen Untersuchung über südafrikanische Tunicaten geht Sluiter sogar so weit, die dorsale oder ventrale Lage der Neuraldrüse als ein charakteristisches Merkmal zweier Tribus der von ihm aufgestellten Unterordnung der Ascidiacea holosomata zu betrachten. Bei den Stolidobranchiaten liegt die Drüse dorsal, bei den Phlebobranchiaten ventral.

auf die rechte Ventralseite übertreten. Bei *Ciona intestinalis* kann sich ebenfalls, wie oben p. 295 schon hervorgehoben wurde, das hinterste Canalende resp. der Ganglienzellstrang um das Ganglion oder um die hinteren Nervenwurzeln herumschlingen und von der ventralen auf die dorsale Seite gelangen. Bei *Molgula roscovita* liegt nach Lacaze die ganze Drüse rechts vom Ganglion, während sie bei anderen Species derselben Gattung nach Metcalf dorsal verläuft.

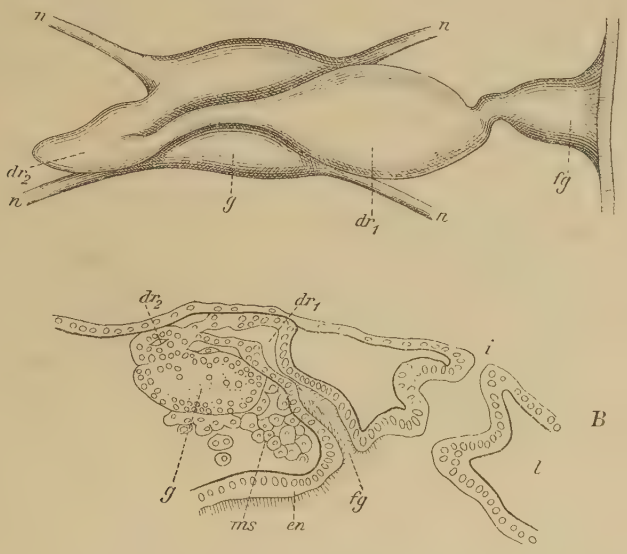


Fig. 59.

A Die Ganglionregion eines entwickelten *Botryllus Gouldii* Verrill vom Rücken aus gesehen. *B* Medianer Längsschnitt durch das dorsale Vorderende eines noch unvollständig entwickelten Knospenthiers derselben Form. (Nach Metcalf.) Circa $^{500}/_{1}$.

dr_1 = vordere, dr_2 = hintere Neuraldrüse; *en* = Entoderm des Kiemendarms; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *i* = Ingestionsöffnung; *l* = Leibeshöhle; *ms* = Mesenchymzellen; *n* = vier vom Ganglion ausgehende Nervenstämme.

Die Grösse der Neuraldrüse ist bei den verschiedenen Formen ausserordentlich verschieden; am häufigsten aber entspricht sie so ziemlich der des Ganglions. Wesentlich kleiner ist die Drüse da, wo sie noch nicht als ein selbständiges und schärfer vom Canal abgegrenztes Gebilde erscheint (*Julinia*). Auch bei anderen Arten (*Botryllus*) kann sie um ein Mehrfaches von den Dimensionen des Gehirns übertroffen werden. Bei den Monascidien erreicht sie zuweilen eine recht bedeutende Ausdehnung und überragt das Ganglion (*Ciona intestinalis, Molgula ampulloides, Ascidia mentula*). Ganz besonders umfangreich entwickelt ist sie bei *Ascidia atra*. Die ventral vom Ganglion liegende Hauptdrüse — es finden sich ausser ihr noch accessorische Drüsen — ist fast doppelt so lang (5—6 mm) und ungefähr 2—3 mal so breit und dick als jenes.

Sowohl die relativen Grössenverhältnisse als auch die absoluten Grössenmaasse der Neuraldrüse zeigen recht beträchtliche individuelle Schwankungen (*Ciona intestinalis*, *Phallusia mammillata*, *Cynthia papillosa*, *Molgula ampulloides*, *Clavelina lepadiformis*). Zum Theil scheinen diese darauf zurückzuführen zu sein, dass in alternden Thieren eine Reduction der Drüse eintritt (*Phallusia*); zumeist aber bestehen auch auf dem Stadium der höchsten Entfaltung der Drüse individuelle Grössenverschiedenheiten, die mehr als das Doppelte erreichen können. Zuweilen variirt gleichzeitig mit der Grösse auch die Farbe der Drüse. So berichten Van Beneden und Julin (1884), dass bei *Molgula* (*Gymnocystis*) *ampulloides* die kleinen Drüsen mattweiss, die grösseren braungelb und die grössten noch tiefer dunkel gefärbt seien.

Der Bau der Neuraldrüse zeigt so wie der der Flimmergrube und des Flimmergrubencanals in den verschiedenen Gruppen verschiedene Stufen einer vorschreitenden Entwicklung. Während die primitivsten Fälle bei den Ascidien unmittelbar an die bei den Appendicularien vorkommenden Verhältnisse anknüpfen, erheben sich die complicirteren so erheblich über dieses Stadium, dass in ihnen eine Uebereinstimmung mit gewissen Erscheinungen bei den Vertebraten gefunden werden konnte.

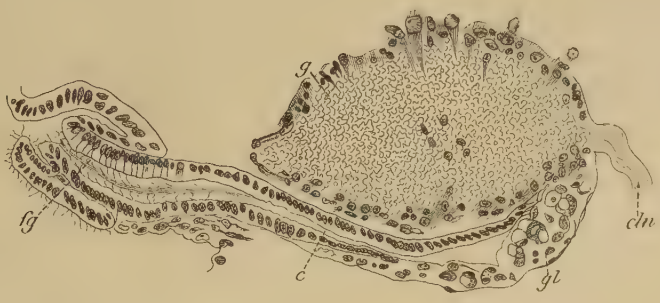
a. Bei den Appendicularien fehlt noch die Neuraldrüse, und die Flimmergrube zieht sich hinten lediglich in ein canalartiges weiterhin solides Endstück aus, das spiralig eingerollt sein kann (vgl. oben p. 109). Unter den Ascidien scheint nur bei *Goodsiria dura* Ritter jede Andeutung der Drüse zu fehlen. Der Flimmergrubencanal verläuft hier dorsal vom Ganglion und besitzt eine ansehnliche Weite. Seine Dorsalwand besteht aus sehr stark abgeflachten Zellen; die ventrale dagegen ist verdickt, doch haben sich Drüsenzellen in ihr nicht nachweisen lassen (Ritter). Gegen einen Vergleich der verdickten ventralen Canalwand mit der Neuraldrüse würde auch die Lage sprechen, da die Drüse in den anderen Fällen nicht zwischen dem Ganglion und Canal gelegen ist, sondern immer der Canal selbst das mittlere der drei Organe ist. Ritter hat sehr eingehend die gesammte Knospenentwicklung dieser Ascidie untersucht, und es ist daher nicht anzunehmen, dass etwa die Drüse auf einem früheren Stadium vorhanden sei und nur in älteren Thieren wieder rückgebildet würde. Einen solchen Vorgang hat Julin für die beim Ganglion liegende Hauptdrüse der *Phallusia mammillata* nachgewiesen, und auch ich habe in dem einzigen besonders grossen Exemplar einer *Cynthia papillosa*, das mir zur Verfügung stand, gar keine drüsigen Lappen, sondern nur einen ziemlich weiten Canal angetroffen und glaube, dass auch hier nur eine secundäre Reduction der eigentlichen ursprünglich vorhandenen Drüsenpartie vorliegt.

b. Das niederste Stadium der Ausbildung der Neuraldrüse zeigt *Julinia australis*. Nach Calman (1894) stellt die Drüse hier noch kein besonderes, sich scharf abhebendes Organ dar, sondern sie wird nur vom hinteren ventralen Theil der Canalwand selbst gebildet, deren histologische

Beschaffenheit an diesen Stellen sich verändert. Das Epithel erscheint verdickt, zum Theil mehrschichtig, und besteht vorwiegend aus abgerundeten Zellen, die oft sehr grosse Vacuolen enthalten und als Drüsenzellen zu deuten sind (Textfigur 60).

c. Auf einer nächst höheren Ausbildungsstufe steht die Drüse bei fast allen anderen Synascidien. Als Typus dieses Stadiums kann nach Maurice's Beschreibung *Fragaroides aurantiacum* gelten. In allen hierher gehörenden Fällen erscheint das Organ als eine mehr oder minder umfangreiche, selbst die Grösse des Ganglions erreichende sphärische Ausstülpung der Canalwand. Die äussere in den Canal sich fortsetzende Wand der Drüse zeigt zumeist noch ziemlich deutlich ihren epithelialen

Fig. 60.



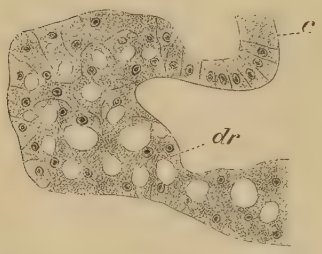
Medianer Längsschnitt durch die Ganglion- und Flimmergrubenregion von *Julinia australis* Cal. (Nach Calman.) Circ. $^{260}/_{1}$.
c = Flimmergrubencanal; *cln* = Cloakalnerv; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *gl* = Neuraldrüse.

Charakter und umschliesst eine Zellmasse, die das Drüsenlumen manchmal fast vollständig erfüllt. Diese Innenzellen entstehen durch Wucherung der Drüsenwand; sie lassen meist nur hin und wieder noch deutliche Zellgrenzen erkennen, führen aber fast immer ziemlich grosse Kerne. Ihr Plasma enthält eine grosse oder zahlreichere kleinere Vacuolen, sodass das gesammte Drüseninnere auf den Durchschnitten ähnlich wie ein dickes Reticulum erscheint, in welchem die Kerne suspendirt sind. Die Innenzellen sind wohl überall so wie die Wandzellen als echte Drüsenzellen zu betrachten.

d. Eine Complication im Bau tritt dadurch ein, dass die mehr oder minder kugelähnliche Drüse durch an der Peripherie auftretende radiäre Falten in eine Anzahl Lappen zerfällt. Diese erscheinen zunächst nur recht unvollkommen gesondert und communiciren sämmtlich miteinander durch eine verhältnissmässig weite centrale Drüsenhöhle. Die einzelnen Lappen liegen in der Regel ziemlich dicht nebeneinander und sind durch gar kein oder nur sehr spärliches Bindegewebe voneinander geschieden (*Clavelina lepadiformis*; Fig. 3, Taf. XVII). Ein wichtiges Merkmal für dieses Stadium des Drüsenbaues ist die Differenzirung der Lappenwandungen in zwei Abschnitte. Der dem Flimmergrubencanal benachbarte

Theil stellt ein einschichtiges mit der Canalwand im wesentlichen übereinstimmendes Epithel dar. Die blinden Lappenenden dagegen haben grösstentheils mehrschichtige Wandungen, deren Zellen vacuolisirt sind und den Drüsenzellen ausserordentlich gleichen, aus denen sich die Neuraldrüse auf der niederen Ausbildungsstufe (*Fragaroides*) ausschliesslich zusammensetzte (Textfigur 61). Ueberdies sind die Blindenden wenn auch nicht aller, so doch der meisten Lappen kolbenförmig erweitert, sodass die Drüse mit vollem Rechte als traubenförmig oder acinös (glande en grappe) bezeichnet werden kann. Ich glaube nämlich, dass in der That nur die blinden Endkolben secernirend functioniren. Von früheren Autoren (Sheldon) ist der Bau der *Clavelina*-Drüse völlig mit dem der tubulösen Organe der grossen Monascidien übereinstimmend beschrieben worden, und es möchte demnach fast so scheinen, als ob so weitgehende individuelle Variationen bei dieser Form vorkämen. Einzelne Aeste der Drüse sah auch ich als weitere oder engere Röhren, deren Querschnitte mit den Abbildungen Sheldon's durchaus übereinstimmten (Fig. 5, *A* und *B*, Taf. XVII). Diese Schläuche schienen typische Tubuli zu sein, doch darf ich nicht unterlassen, zu bemerken, dass ich ihre Blindenden nicht besonders untersucht habe und daher auch nicht ganz sicher behaupten kann, dass tubulöse und acinöse Aeste nebeneinander vorkommen.

Fig. 61.



Medianer Längsschnitt durch einen hinteren Lappen der Neuraldrüse von *Clavelina lepadiformis*. $^{550}/_{1}$. *c* = Einschichtiges in die Canalwand sich fortsetzendes Epithel der Drüse; *dr* = Mehrschichtige Drüsenwand.

e. Die meist grösseren Neuraldrüsen der Monascidien werden gegenwärtig ziemlich allgemein im Anschluss an Julin und Maurice als rein tubulös betrachtet, obwohl sie sowohl Lacaze-Duthiers bei Molguliden als auch Roule bei *Ciona intestinalis* ausdrücklich als traubenförmig (glande en grappe) bezeichnet hatten. Definirt man die acinöse Drüse lediglich durch die kolbenförmigen Erweiterungen der Schlauchenden, dann muss man zweifellos die Neuraldrüsen zahlreicher Formen hierher rechnen, und auch bei *Ciona intestinalis* sind dann die meisten, wenn auch nicht alle, Schläuche eines Organs als acinös zu bezeichnen. Engt man aber besser den Begriff dadurch ein, dass eine histologische Differenzirung der Schlauchwandung in einen drüsigen Abschnitt (der erweiterte Endkolben) und einen aus indifferenten Zellen bestehenden leitenden Ausführungsgang als wesentlich für den Acinus angenommen wird, so lassen sich die Neuraldrüsen der meisten Monascidien, ob aller, vermag ich nicht zu entscheiden, und auch die kolbenförmigen Schläuche der *Ciona* darunter nicht subsumiren. Denn so wie in den tubulösen Drüsen erweist sich die Schlauchwand histologisch überall gleichartig.

In den Flimmergrubencanal münden gewöhnlich nur wenige grössere Drüsencanäle ein. Diese verzweigen sich aber weiterhin mehr oder minder

reichlich zu feineren blind endigenden Canälchen. Die Zahl dieser Drüsencanälchen ist überaus verschieden, nicht nur bei verschiedenen Arten und Gattungen, sondern auch bei verschiedenen Individuen und hängt im allgemeinen mit der absoluten Grösse der Neuraldrüse zusammen. Doch sind die Canälchen zuweilen selbst bei einem Thiere recht verschieden gross, sodass aus der Grösse eines Drüsentheils auf die Zahl der Canälchen mit Sicherheit nicht zu schliessen ist (vgl. Fig. 9, Taf. XVI; Textfigur 57). Zuweilen setzen sich auch unverzweigte, kurze feine Canälchen neben den grösseren direct an den Flimmergrubencanal an (*Corella parallelogramma, Ascidia mentula*).

Auch die Form und Grösse sowohl der stärkeren Hauptstämme als auch der kleinen Canälchen der Drüse sind sehr verschieden, selbst in ein und demselben Thier. Besonders unregelmässig erscheint die ganze Art der Verzweigung bei *Ciona intestinalis* (vgl. Textfigur 57 und die Abbildungen 9 und 11, auf Taf. XVI). Wie oben schon erwähnt wurde, finden sich hier kolbenförmige und einfache cylindrische Endcanälchen nebeneinander vor, und ein Gleiches scheint auch bei anderen Species vorzukommen. In anderen Fällen sind alle Drüsencanäle mehr gleichartig cylindrisch geformt, einzelne erscheinen besonders lang und können in complicirteren Schlangenwindungen verlaufen. Das Organ zeigt dann den typischen Bau einer tubulösen Drüse (*Ascidia mentula*).

Die Drüsencanäle können mehr oder minder dicht nebeneinander liegen. Da, wo sie durch weitere Zwischenräume getrennt sind, wuchert das die Drüse umgebende Bindegewebe in diese hinein und bildet zwischen den Canälchen ein ziemlich umfangreiches Balkenwerk, in dessen Lückenräumen das Blut circulirt (Fig. 11, Taf. XVI). Diese Bluträume stehen mit der grossen dorsalen Blutbahn im Zusammenhang, welche überall in der nächsten Nachbarschaft der Drüse vorbeiführt (Textfigur 57; Fig. 1 und 2, Taf. XVII). Bei *Ascidia mentula* und *Ascidiella venosa* scheint das Bindegewebe zwischen den Canälen besonders reich entwickelt zu sein, spärlicher ist es bei *Ascidiella scabra* und besonders arm bei *Corella parallelogramma*, bei der die Canälchen ziemlich dicht aneinandergepresst liegen, sodass sie nur schwer zu entwirren sind (Julin).

Doch in allen diesen Beziehungen zeigen sich sehr weitgehende individuelle Verschiedenheiten, auf die bereits Roule (1884) für *Ciona intestinalis* hingewiesen hat. Bei dieser Ascidie erscheint zuweilen die gesammte Canalverästelung ausserordentlich reducirt, und die Neuraldrüse stellt ein geräumiges blasenartiges Gebilde dar, an welchem eine wechselnde Zahl kleiner Ausstülpungen aufgetreten ist.

Der histologische Bau des Organs ist auf dieser Stufe der Ausbildung nicht leicht klar zu erkennen. Die Wand der gesammten Drüse ist durchaus einschichtig, und die Zellen des Epithels erweisen sich in der Regel annähernd cubisch geformt, zuweilen etwas mehr abgeflacht, öfters auch etwas höher prismatisch gestaltet. In der Mehrzahl der genauer untersuchten Fälle (*Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*, *Corella*

parallelogramma, *Ascidiella venosa*) sind die Zellkörper ganz gleichartig granulirt und enthalten keine Vacuolen oder Secrettropfen; doch unterscheiden sie sich von den Elementen des Flimmergrubencanals in der Regel durch eine ziemlich auffallende geringere Färbbarkeit. Die kugeligen Zellkerne dagegen färben sich namentlich in Hämatoxylin sehr intensiv und sind daher sehr leicht nachweisbar. Zuweilen aber (*Ascidiella scabra*; *Molgula roscovita* (?)) sind die Zellen des Drüsenepithels vacuolisirt. Sie enthalten eine grosse oder zahlreichere kleinere Vacuolen, die mit einem hellen farblosen und flüssigen Excret erfüllt sind.

Von Bedeutung für diese Art Neuraldrüsen ist das Vorkommen von Zellen im Drüsenlumen. Die Zellen stammen aus der epithelialen Wandung, und es lässt sich unschwer feststellen, dass überall, an allen Stellen und nicht blos an den blinden oft kolbenförmig erweiterten Enden, einzelne Elemente aus dem Epithelverbande sich lösen und in das Lumen hineingelangen können, wenngleich freilich an den Endkolben dieser Process besonders intensiv vor sich zu gehen scheint (*Ciona intestinalis*). In alten Thieren erscheint, infolge unausgesetzt stattfindender Zellenauswanderung aus dem Epithel und vielleicht auch infolge von Theilungen der ausgetretenen Zellen, oft das ganze Drüsenlumen mit dicht aneinandergepressten gleichmässig vertheilten oder in kleineren und grösseren Gruppen angesammelten Zellen erfüllt, und auch in den Flimmergrubencanal schieben sich, wie bereits im vorhergehenden Abschnitt erwähnt wurde, die Zellen vor. Anfänglich gleichen die Zellen im Lumen den Elementen des Wandepithels, nur dass sie — wie es ja eine nothwendige Folge der Loslösung aus dem Epithelverbande ist — ihre Form verändern und gewöhnlich stärker abgerundet erscheinen, wenigstens solange sie sich noch isolirt finden. Wenn sie später das Lumen in grosser Zahl erfüllen, sind sie durch den gegenseitigen Druck polyedrisch umgestaltet. In den meisten Fällen ist das Plasma der Lumenzellen gleichartig mehr oder minder fein granulirt und umschliesst einen kugeligen in der Regel ziemlich kleinen Kern. Da, wo die Zellen im Drüsenepithel vacuolisirt sind und Secrettropfen enthalten (*Ascidiella scabra*), ist das Gleiche auch bei den Zellen im Lumen zu bemerken, und wo die ersteren Plattenzellen darstellen (*Molgula* (*Gymnocystis*) *ampulloides*), thun dies auch die letzteren.

Später können sich die Zellen im Lumen recht beträchtlich verändern; doch sind die extremen Formen durch alle Zwischenstadien mit den ursprünglichen verbunden, und alle Stadien der Umbildung finden sich in der Regel in einer Drüse nebeneinander vor, sodass die Deutung keine Schwierigkeit bietet. Am auffallendsten vielleicht sind die Veränderungen bei *Molgula ampulloides*. Hier werden die Zellen im Lumen der Drüsencanälchen zu runden stark lichtbrechenden immer intensiver gelb sich verfärbenden Elementen, die entweder einzeln bleiben oder sich zu Gruppen zusammenballen und dann von Plattenzellen umhüllt werden. Mehrere solcher Gruppen können zusammenfliessen und grössere Haufen bilden; diese findet man namentlich im Blasentheil des Flimmergrubencanals.

Die Zellen und Zellgruppen desorganisiren füglich; sie zerfallen in gelbe oder braune Haufen von wechselnder Grösse, in welchen sich die ursprünglichen Zellen nicht mehr nachweisen lassen und in denen auch die Zellkerne vollkommen geschwunden sind. Van Beneden und Julin bezeichnen sie dann als „Concretionen".

Die aus dem Epithelverbande in das Lumen gewanderten Zellen unterscheiden sich wesentlich von den oben (p. 311) beschriebenen Innenzellen der einfacher gebauten Neuraldrüsen der Synascidien. Während diese ein lebendiges und thätiges Gewebe bilden und wahrscheinlich als Drüsenzellen functioniren, scheinen jene Zellen im Lumen nirgends mehr eine active Bedeutung für den Organismus zu haben und lediglich zur Degeneration bestimmt zu sein. Allerdings ist aber eine solche Auflösung der Lumenzellen bisher in nur vereinzelten Fällen sicher nachgewiesen worden, und auch da, wo dies gelungen ist, erscheint die physiologische Bedeutung dieses Vorgangs wenig aufgeklärt.

Nebendrüsen. Bei mehreren Ascidien finden sich ausser der dem Ganglion benachbarten Neuraldrüse noch accessorische Drüsen, die ebenfalls in den Flimmergrubencanal einmünden. Bereits Julin (1881) hat beobachtet, dass in alten Thieren der *Phallusia mammillata* eine immer weiter vorschreitende Rückbildung der Neuraldrüse eintritt, während im vorderen Theil aus dem Flimmergrubencanal eine neue tubulöse Drüse sich entwickelt, die die Function jener übernimmt. Diese secundäre Drüse zeichnet sich durch sehr feine, dicht aneinandergepresste Canälchen aus (Textfigur 58 *B* auf p. 306) und erstreckt sich, wenigstens in dem von mir untersuchten Exemplar, fast continuirlich*) über den grössten Theil des Flimmergrubencanals bis nahe zur vordersten Flimmergrube. Ihre Bildung scheint am hinteren Canalende zu beginnen und nach vorn zu rasch vorzuschreiten. Bei *Ascidia atra* bleibt die hintere Neuraldrüse nach Metcalf als ein sehr umfangreiches Organ bestehen, trotzdem aber entwickeln sich weiter vorn an dem langen Flimmergrubencanal noch drei weitere kleinere accessorische Drüsen. Stellt man sich vor, dass diese sich weiter ausdehnen und aneinanderstossen, so erhält man die continuirliche, ausserordentlich langgestreckte Nebendrüse der *Phallusia*.

Auch bei *Botryllus Gouldii* beobachtete Metcalf zwei hintereinandergelegene Neuraldrüsen (vgl. Textfigur 59 auf p. 309). Es scheint mir, dass hier die vordere als die primäre und die hintere kleinere als die accessorische zu deuten sein möchte, da bei anderen Botrylliden nur eine der vorderen vergleichbare Neuraldrüse bekannt ist, während sich hinten höchstens ein solider strangartiger Fortsatz am Ganglion entwickelt zeigt. Der Bau beider Neuraldrüsen ist bei *Botryllus* wesentlich einfacher als in den zuletzt beschriebenen Fällen. Eine genauere Darstellung fehlt noch zur Zeit, aber es scheinen die Drüsen lediglich sackförmige Erweiterungen des Flimmergrubencanals darzustellen, deren Wandungen Drüsenzellen enthalten.

*) Ich vermochte wenigstens nicht in diesem Drüsenstreif mehrere voneinander scharf getrennte vereinzelte Nebendrüsen zu unterscheiden.

Die **physiologische Bedeutung** der Neuraldrüse ist ebenso controvers wie die der Flimmergrube, und bei der innigen anatomischen Beziehung, die zwischen beiden Organen besteht, ist zu erwarten, dass die Erforschung der functionellen Bedeutung des einen Gebildes auch die des anderen aufklären helfen werde. Dass das Organ eine secretorische Thätigkeit ausüben müsse, erkannte schon Lacaze-Duthiers (1874) bei *Molgula roscovita*. Die nähere Bedeutung der Drüse konnte er aber schon deshalb nicht völlig klar legen, weil es ihm nicht gelungen war, einen Ausführungsgang des Organs aufzufinden. Auch Ussow, der die anatomischen und histologischen Verhältnisse im wesentlichen bereits richtig dargestellt hat, kommt in dieser Frage nicht weiter. Eine bestimmte Antwort gibt erst Van Beneden (1881), indem er die Neuraldrüse als Niere deutet. Es sind aber nicht physiologische Untersuchungen, die ihn zu dieser Auffassung führen, sondern lediglich theoretische Erörterungen. Als Ausgangspunkt für diese wählt Van Beneden die complicirten Verhältnisse, welche die Neuraldrüse bei *Phallusia mammillata* darbietet. Da hier die zahlreichen secundären Flimmertrichter in die Peribranchialräume sich öffnen und die vorderste Primärgrube bei alten Thieren häufig infolge der Reduction des Canals jeden Zusammenhang mit der Drüse verliere, könne das Drüsensecret nicht dazu bestimmt sein, in den Kiemendarm zu gelangen, um bei der Verdauung oder Ergreifung und Festhaltung der Nahrung irgend eine Rolle zu spielen, sondern es müsse vorwiegend aus Substanzen bestehen, die aus dem Ascidienkörper gleichzeitig mit dem abströmenden Athmungswasser entfernt werden sollen. Die Drüse könne daher bei *Phallusia* nur eine Niere sein, und es sei höchst wahrscheinlich, dass sie auch bei allen anderen Tunicaten, bei denen sich das Secret in den vordersten Darmabschnitt ergiesse, in der gleichen Weise functionire. Dass diese Art zu argumentiren sehr wenig beweiskräftig ist, liegt auf der Hand, und es hat daher nicht an Stimmen gefehlt, die darauf eingehend hingewiesen haben, dass Van Beneden's Auffassung durchaus unerwiesen sei.

Die Deutung der Neuraldrüse als Niere ist nur dann berechtigt, wenn gezeigt werden kann, dass das Drüsensecret die bekannten chemischen Eigenschaften des Harns wenigstens zum Theil besitzt. Dieser Nachweis hat sich aber bisher nicht erbringen lassen. Roule hat schon 1884 die Murexidprobe vorgenommen; sie führte ihn zu dem Ergebniss, dass die Excrete der Neuraldrüse keinen Harn darstellen, und dass das Organ daher keine Niere sein könne. Schon a priori aus rein theoretischen Gründen hatte er dieses Resultat erwartet, denn da die Ascidien an anderen Körperstellen wohl entwickelte Nieren besitzen, müsste die Anwesenheit eines zweiten höchst eigenthümlich gebauten Excretionsorgans überflüssig erscheinen.

Auch Kowalevsky, der sich später (1889) mit der Untersuchung der physiologischen Bedeutung der Neuraldrüse beschäftigt hat, kommt zu keinen positiven Ergebnissen, obwohl er nach weit vervollkommneten Methoden verfuhr. Dass die bekannten Nierenbläschen der *Ascidia mentula*

und der grosse Harnsack der *Molgula* ganz ähnlich functioniren wie die Harncanälchen der Vertebratenniere, liess sich durch Injectionen von Indigocarmin unschwer feststellen. Kowalevsky vermuthet aber weiter, dass auch ein den Malpighi'schen Körperchen analoges Organ bei Ascidien vorhanden sein müsse und durch die Neuraldrüse dargestellt werde. Während aber carminsaurer Ammoniak in den Malpighi'schen Körperchen und in den ihnen analogen Organen in der Regel ziemlich leicht zur Ausscheidung gebracht werden kann, ist dies in der Neuraldrüse bislang nicht gelungen, sodass, wie übrigens Kowalevsky selbst anerkennt, deren Deutung auch jetzt noch problematisch geblieben ist und die Bezeichnung als „Kopfniere", vorläufig wenigstens, ungerechtfertigt erscheint. Als ziemlich sicher gestellt dürfte man aber das Ergebniss betrachten, dass die Neuraldrüse der Ascidien nirgends in einer den Harncanälchen vergleichbaren Art und Weise secretorisch functionirt.

Im Gegensatz zu Van Beneden und Julin hat Roule (1884) die Neuraldrüse als eine Schleimdrüse betrachtet, deren Secret in den Kiemendarm gelange. Nur zum kleinsten Theile fliesse der Schleim direct an der Dorsalseite nach hinten, um in den Oesophagus einzutreten; zum grössten Theil würde er von der Flimmerbewegung des Flimmerbogens erfasst und ventralwärts in die Endostylrinne geführt, in der er sich von vorn nach hinten zu bewege. Aus dem Endostyl trete er an verschiedenen Stellen seitlich wieder aus, gelange auf die Kiemenwandungen, an denen er sich wieder dorsal zu bis zur Dorsalfalte begebe. Die Schleimmassen dienen hauptsächlich dazu, kleine mit dem Wasserstrom in den Kiemendarm eingetretene Organismen festzuhalten und dem Verdauungstractus zuzuführen, gleichzeitig haben sie aber auch, wie Roule anzunehmen geneigt ist, eine verdauende Kraft, und in dieser Beziehung ähnele die Neuraldrüse den Mundspeicheldrüsen anderer Thiere. Da Roule den Endostyl der Ascidien als einen secretorischen Apparat überhaupt nicht gelten und die ganze Schleimmenge aus der Neuraldrüse abgesondert werden lässt, müsste dieses letztere Organ die gleiche physiologische Bedeutung haben wie der Endostyl bei den Appendicularien, da ja bei diesen eine Neuraldrüse überhaupt fehlt und der ganze Schleim, der im Kiemendarm sich findet, vom Endostyl geliefert wird. Die Gründe, die Roule gegen die Bedeutung des Endostyls als Schleimdrüse anführt, sind aber offenbar nicht ausreichend, und wenn die Neuraldrüse in der That Schleim secernirt, kann sie nur einen Theil der Schleimmenge, die für die Nahrungsaufnahme von Wichtigkeit ist, liefern und den Endostyl nur in seiner Thätigkeit unterstützen, wie das auch bei einigen Formen der Flimmerbogen thut.

Auch gegen diese Auffassung der Bedeutung der Neuraldrüse als Schleimdrüse ist mehrfach und nachdrücklich Widerspruch erhoben worden (Maurice). Der wichtigste Einwand beruht darauf, dass bisher in dem Drüsenlumen abgesonderte Schleimmassen mit Sicherheit überhaupt nicht nachgewiesen worden seien und dass auch das Drüsenepithel nicht

typisch geformte Schleimzellen zu enthalten pflege*). Gegen die Deutung als „Speicheldrüsen" wurde noch im besonderen geltend gemacht, dass bei einigen Ascidien (*Phallusia mammillata, Ascidia Marioni* und *As. atra*) die allenfalls secernirte Flüssigkeit überhaupt nicht in den Darmcanal, sondern nur in die Peribranchialräume und Cloake gelangen könne. —

Dass die Neuraldrüse in der That als eine Drüse functioniren müsse, dürfte sich aus der oben gegebenen Darstellung ihres Baues als im höchsten Maasse wahrscheinlich ergeben haben, eine bestimmtere Vorstellung über die Qualität ihrer Absonderungen aber liess sich nicht gewinnen, und sie kann erst durch erneuerte physiologische Untersuchungen erlangt werden. Mag die ontogenetische Entwicklung eines Organs auch nur von sehr geringer Bedeutung für die Beurtheilung seiner physiologischen Leistungsfähigkeit sein, so wird man doch zugeben müssen, dass die Entstehung der Neuraldrüse von dem primären Nervenrohr des Embryos aus die Deutung als „Kopfniere", auch in der durch Kowalevsky gezogenen Beschränkung als lediglich ein den Malpighi'schen Körperchen analoges Organ, ziemlich unwahrscheinlich erscheinen lässt. Diese eigenthümliche Genese der Neuraldrüse ist aber andrerseits auch kaum geeignet, die Function des Organs aufklären zu helfen.

Die Darstellung des Baues der Neuraldrüse hat uns gezeigt, dass das Organ bei verschiedenen Ascidien auf sehr verschiedenen Ausbildungsstufen steht, und dass diese im allgemeinen eine ziemlich continuirliche, mit sehr einfachen Verhältnissen beginnende, zu immer complicirteren vorschreitende Entwicklungsreihe bilden. Wenn man überdies bedenkt, dass den ursprünglichsten Tunicaten, den Appendicularien, jenes Organ überhaupt noch fehlt, so liegt meines Erachtens nur der Schluss als einzig naturgemäss auf der Hand, dass die Neuraldrüse phylogenetisch sich erst innerhalb des Tunicatenstammes entwickelt habe und vielleicht auch noch immer in einer aufsteigenden phylogenetischen Weiterbildung begriffen sei. Nicht das Canalsystem, die Drüse und die zahlreichen Flimmergruben bei *Phallusia mammillata* und *Ascidia Marioni* und *atra* zeigen die ursprünglichen Verhältnisse, aus welchen heraus sich die einfacheren der übrigen Ascidien, sei es morphologisch oder physiologisch, erklären und ableiten liessen, sondern umgekehrt aus diesen letzteren nur sind jene zu verstehen. Dass gleichzeitig mit dem morphologischen Bau der Neuraldrüse auch die physiologische Bedeutung gewissen Veränderungen unterliegen möchte, wird nicht bestritten werden können, wenngleich über die Weite dieser Schwankungen zur Stunde sich nichts Bestimmtes aussagen lässt. Es scheint mir aber, dass solche Unterschiede im physiologischen Verhalten der Neuraldrüsen schon daraus sich erschliessen lassen möchten,

*) Ein weiterer Einwand, der sich darauf stützt, dass die Bewimperung der Flimmergrube von der des Flimmerbogens durch eine wimperlose Zwischenzone getrennt sei, und dass daher das aus der Grube austretende verdauende Secret nur schwer in den hinteren Kiemendarmabschnitt und in den Verdauungstractus gelangen könne, um seine Aufgabe zu erfüllen, trifft nicht überall zu, wie im zweiten Abschnitt des siebenten Kapitels ausgeführt ist.

dass das Drüsenepithel bei den einen Formen nur Zellen in das Lumen sprosst und abstösst, bei den andern dagegen, wie es wenigstens den Anschein hat, nur flüssige Secrete absondert.

VI. Die Sinnesorgane.

Ueber die Sinnesorgane der Ascidien ist bisher fast gar nichts Sicheres bekannt geworden, obwohl das Verhalten der lebenden Thiere beweist, dass diese durch sehr verschiedenartige Vorgänge in der Aussenwelt erregt werden können. Nur Augen (Ocelli) sind von mehreren Autoren beschrieben worden; doch ist gerade für diese Gebilde, wie weiter unten ausgeführt werden soll, die Deutung als Licht percipirende Sinnesorgane noch sehr zweifelhaft. Geschmacks- resp. Geruchsorgane müssen bei Ascidien ziemlich weit verbreitet vorkommen, denn häufig reagiren die Thiere auf oft nur minimale chemische Veränderungen im Wasser — z. B. nach Zusatz einiger Tropfen gewisser nur sehr schwach einwirkender Conservirungsflüssigkeiten — mit den lebhaftesten Contractionen des ganzen Körpers oder mit Schliessung der beiden Oeffnungen. Die nervösen Endapparate, die die Beschaffenheit des Athmungswassers zu prüfen haben, wird man wohl in der Nähe der Ingestionsöffnung suchen müssen, doch sind sie bisher nicht nachgewiesen worden. Dass allen Ascidien ein mehr oder minder entwickeltes Tastvermögen zukommt, erkennt man aus der Empfindlichkeit der Thiere gegen mechanische Berührungen aller Art. Es soll weiter unten der Versuch gemacht werden, dies aus dem Vorkommen gewisser Zellen im ektodermalen Epithel der Region des Mundes und der Egestionsöffnung sowie der Tentakel zu erklären.

1. Die Ocelli.

Sehr viele Ascidien tragen an ihrem vorderen Leibesende, in der Nähe der Körperöffnungen, eine Anzahl Pigmentflecke, welche bereits von älteren Autoren (P. J. Van Beneden) als Augen gedeutet worden sind. Die Farbe dieser Ocellen ist meist gelblichroth, bald heller, bald dunkler; sie ist nicht immer an allen Stellen die gleiche, und besonders in grösseren Augenflecken wechselt der Farbenton. Zuweilen erscheint der periphere Theil beträchtlich heller gefärbt als der centrale (vgl. für *Ciona intestinalis* Fig. 4, Taf. XII), doch besteht in dieser Beziehung nicht einmal zwischen den verschiedenen Ocellen eines Thieres vollständige Uebereinstimmung.

Die Lage. Bei den Monascidien finden sich die Ocelli gewöhnlich an beiden Siphonen, bei den Cormascidien, bei denen sie sehr häufig gänzlich fehlen, dagegen in der Regel nur in der näheren oder ferneren Umgebung des Mundes. Doch gibt es auch einfache Ascidien, die nur am Mundsipho Augenflecke tragen; ob vereinzelt auch solche Formen vorkommen, bei denen die Ocellen nur im Umkreise der Egestionsöffnung auftreten, ist mir nicht bekannt. Da, wo die Siphonenränder sich in einzelne Lobi spalten, liegen die Ocelli zumeist an der Basis der Lappen hinter dem Grunde der Einschnitte (Fig. 4, Taf. XII) und stimmen dann

in der Zahl mit diesen überein. Zuweilen aber rücken sie weiter nach hinten, und dann bestehen nicht immer diese Uebereinstimmungen in der Lage und Zahl der Lobi und Ocellen. So besitzen z. B. *Morchellium argus* M.-Ed., *Parascidia flavum* M.-Ed., *Circinalium concrescens* Giard bei acht Lobis nur vier, abnormaler Weise sogar nur zwei Pigmentflecke. Immerhin ist auch hier die Lage der Ocellen eine ziemlich genau fixirte.

Bei mehreren Monascidien (*Molgula, Cynthia*) kommen neben den an den Basen der Lobi stehenden Ocellen noch kleinere oder grössere unregelmässig vertheilte Pigmentflecke in wechselnder Zahl vor; bei *Molgula echinosiphonica* finden sich nach Lacaze-Duthiers überhaupt nur diese accessorischen Flecke, während die bei den verwandten Species auftretenden Ocelli hier fehlen. Die Autoren, welche sich mit diesen Formen beschäftigt haben, deuten nur die constant und an ganz bestimmten Stellen sich entwickelnden Pigmentflecke als Augen, während sie die accessorischen nicht als Sinnesorgane betrachten (Lacaze-Duthiers). Ich habe aber nicht finden können, dass diese Auffassung durch den Nachweis von Unterschieden im histologischen Bau der beiden Gebilde begründet worden wäre.

Die Zahl der Ocelli ist fast immer genau bestimmt und entspricht zumeist der der Lobi; bei zahlreichen Arten variirt sie in genau der gleichen Weise wie diese. Wie oben schon bemerkt wurde, finden sich aber bei mehreren Synascidien die Augenflecke nur in geringerer Anzahl als die Lobi, und überdies kann die Augenzahl in manchen Fällen ganz selbständig auftretende individuelle Variationen aufweisen. So trägt z. B. *Circinalium concrescens* normaler Weise vier orangerothe Flecke, zwei liegen dorsal, nahe beim Ganglion, zwei kleinere ventral beim vorderen Endostylende; die letzteren können vollständig fehlen. Bei *Parascidia flavum* persistiren wiederum zuweilen nur die beiden ventralen von den vier orangefarbenen Ocellen, und bei *Amaroucium* (*Morchelliopsis*) *punctum* Giard kommen überhaupt nur zwei ventrale Pigmentflecke vor, die zuweilen vollständig schwinden können (Lahille). Jedenfalls beweisen diese individuellen Verschiedenheiten, dass die Ocellenzahl als systematisch verwerthbares Merkmal nur eine untergeordnetere Bedeutung besitzt.

Die Form der Augenflecke erscheint bei Flächenansicht zumeist kreisähnlich oder mehr oder minder stark längsgestreckt elliptisch. Doch ist sie keineswegs immer constant, selbst nicht bei den verschiedenen Ocellen eines Thieres. Recht erhebliche Verschiedenheiten und zum Theil ganz unregelmässige Formen neben elliptischen habe ich beispielsweise bei *Ciona intestinalis* angetroffen, und es schien mir, dass durch die Contractionen der Siphonen sehr weitgehende Gestaltsveränderungen der Ocelli veranlasst werden können.

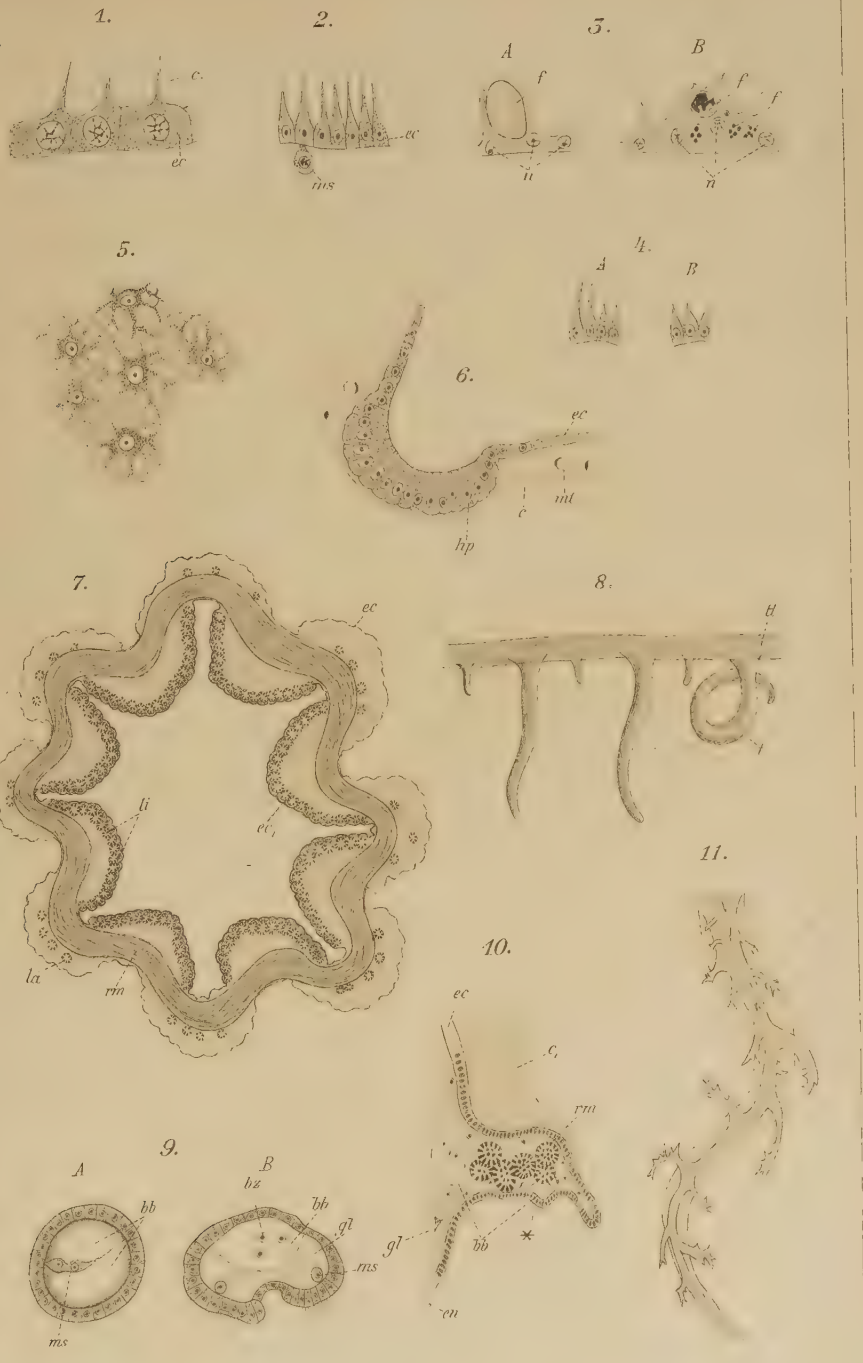
Den histologischen Bau habe ich bei *Ciona intestinalis* untersucht, soweit es mein conservirtes Material, das zu wesentlich anderen Zwecken gesammelt worden war, gestattete. Im Bereiche eines jeden Ocellus bildet das äussere ektodermale Hautepithel des Siphos eine grubenförmige

Erklärung von Tafel XV.

Ascidien.

Fig.

1. Querschnitt durch das ektodermale Hautepithel einer eben festgesetzten Larve von *Clavelina lepadiformis* O. F. Müll. $\frac{1500}{1}$.
2. Schnitt durch das Ektodermepithel von *Botryllus violaceus* M. Edw. $\frac{1000}{1}$.
3. Zwei Schnitte durch die Ektodermwand des sog. Nährstolos von *Distaplia rosea* D. Valle. (Nach Caullery.) $\frac{575}{1}$.
   f = Von den Zellen aufgenommene Fremdkörper; *n* = Ektodermale Zellkerne.
4. Querschnitte durch die Ektodermwand von zwei Mantelgefässen einer *Phallusia mammillata* Cuv. $\frac{733}{1}$.
5. Flächenschnitt durch das Ektodermepithel einer *Phallusia mammillata*. $\frac{733}{1}$.
6. Schnitt durch einen Haftfortsatz einer in Festheftung begriffenen Larve von *Clavelina lepadiformis*. Circa $\frac{325}{1}$.
7. Querschnitt durch den contrahirten Mundsipho einer jungen *Ciona intestinalis* L. Circa $\frac{24}{1}$.
   ec, = Ektodermepithel der Mundhöhle; *la* = äussere; *li* = innere Längsmuskelzüge. Der äussere Cellulosemantel ist nicht eingezeichnet worden.
8. Aus dem Mundtentakelkranz einer jungen *Ciona intestinalis* L. Circa $\frac{24}{1}$.
   tt = Tentakelträger.
9. Zwei Querschnitte durch zwei Mundtentakel von *Clavelina lepadiformis*. $\frac{550}{1}$.
   A = Schnitt nahe dem freien Ende; *B* = Schnitt unfern der Basis.
10. Schnitt durch den Tentakelträger einer *Ciona intestinalis*. $\frac{1925}{1}$.
    c, = die Mundhöhle auskleidender Cellulosemantel; * Ansatzstelle der Tentakel.
11. Mittelgrosser Mundtentakel einer *Cynthia papillosa* L. Circa $\frac{24}{1}$.



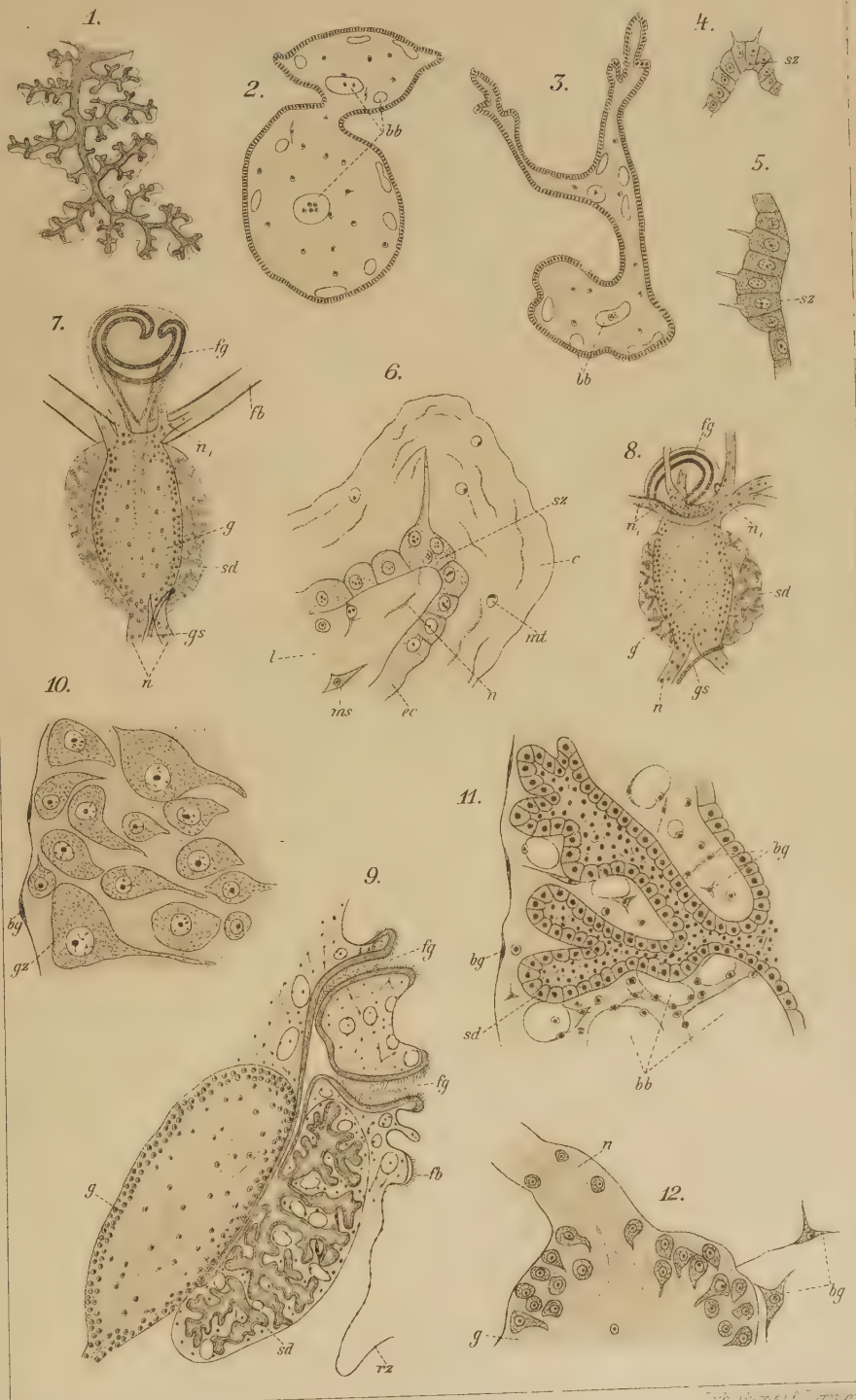
Lith. Giesecke & Devrient

Erklärung von Tafel XVI.

Ascidien.

Fig.

1. Verzweigter Mundtentakel von *Molgula echinosiphonica* Lac.-Duth. (Nach Lacaze-Duthiers). Schwach vergrössert.
2. Querschnitt durch den Basaltheil eines Mundtentakels von *Cynthia papillosa* L. $\frac{60}{1}$.
3. Querschnitt durch die Mitte eines Mundtentakels von *Cynthia papillosa* L. Circa $\frac{50}{1}$.
4. Schnitt durch das Tentakelepithel von *Ciona intestinalis* L. $\frac{550}{1}$.
   sz = Sinneszellen.
5. Aus einem Längsschnitt durch das Tentakelepithel einer *Ciona intestinalis*. Drei Sinneszellen sind getroffen. $\frac{733}{1}$.
6. Schnitt durch den Anallappen der Egestionsöffnung von *Botryllus violaceus* M. Edw. $\frac{1000}{1}$.
   n = feiner Nervenast; *sz* = Sinneszellen.
7. Die Ganglionregion einer jungen *Ciona intestinalis* vom Rücken aus gesehen. Circa $\frac{24}{1}$.
   gs = Ganglienzellstrang; *n*, = vordere Nervenstämme.
8. Die Ganglionregion einer noch jüngeren *Ciona intestinalis*. Circa $\frac{35}{1}$.
   gs = Ganglienzellstrang; *n*, = vordere Nervenstämme.
9. Medianer Längsschnitt durch die Ganglionregion einer jungen *Ciona intestinalis*. (Aus zwei Schnitten combinirt.) $\frac{50}{1}$.
10. Schnitt durch den peripheren Theil des Gehirnganglions einer *Ciona intestinalis*. $\frac{550}{1}$.
    gz = Ganglienzellen.
11. Schnitt durch einen peripheren Theil der Neuraldrüse von *Ciona intestinalis*. $\frac{400}{1}$.
12. Frontaler Längsschnitt durch den Vordertheil des Ganglions einer *Clavelina lepadiformis*. O. F. Müll. $\frac{400}{1}$.
    n = Vorderer medianer Nervenstamm.


1.
2.
bb
3.
bb
4.
sz
5.
sz
7.
fg
fb
n₁
g
sd
gs
n
6.
sz
c
mt
l
ms
ec
n
8.
fg
n₁
n₁
sd
g
gs
n
10.
bg
gz
9.
fg
fg
fb
g
sd
rz
11.
bg
bg
sd
bb
12.
n
g
bg

Erklärung von Tafel XVII.

Ascidien.

Fig.

1. Querschnitt durch die Mitte des Flimmergrubensystems von *Phallusia mammillata* Cuv. $\frac{80}{1}$.
2. Aus derselben Serie, Schnitt weiter hinten durch das Vorderende des Ganglions geführt. $\frac{80}{1}$.
3. Medianer Längsschnitt durch die Ganglionregion von *Clavelina lepadiformis* O. F. Müll. (Aus zwei Schnitten combinirtes Bild.) $\frac{195}{1}$.
4. Stück aus der Wand der Flimmergrube einer *Clavelina lepadiformis*. $\frac{500}{1}$.
5. Schnitte durch zwei Canalläppchen der Neuraldrüse von *Clavelina lepadiformis*. $\frac{550}{1}$.
6. Schnitt durch die Flimmergrube von *Botryllus violaceus* M. Edw. $\frac{550}{1}$.
7. Längsschnitt durch einen Theil eines vorderen Nervenstammes von *Ciona intestinalis* L. $\frac{500}{1}$.
8. Querschnitt durch ein Muskel führendes Nervenstämmchen von *Phallusia mammillata*. $\frac{500}{1}$.
9. Stück aus einem Querschnitt durch einen Nervenstamm von *Ciona intestinalis*. $\frac{1000}{1}$.
10. Querschnitt durch das Ganglion von *Botryllus violaceus*. $\frac{550}{1}$.
11. Querschnitt durch den Ganglienzellstrang und benachbarte Nervenstämmchen von *Ciona intestinalis*. $\frac{80}{1}$.
12. Ganglienzellstrang aus einem folgenden Schnitt bei stärkerer Vergrösserung. $\frac{550}{1}$.
13. Querschnitt durch die vordere Partie des Ganglienzellstrangs desselben Thieres. $\frac{550}{1}$.
14. Querschnitt durch den Ganglienzellstrang von *Clavelina lepadiformis*. $\frac{1500}{1}$.

Für alle Abbildungen dieser Tafel gelten folgende besondere Buchstabenbezeichnungen: *dc* = Flimmergrubencanal; *dc,* = secundäre und tertiäre Flimmergrubencanälchen bei *Phallusia*; *fg,* = secundäre Flimmergruben der *Phallusia*; *gs* = Ganglienzellstrang; *gz* = Ganglienzellen; *n,* = vordere Nervenstämme; n_2 = hintere Nervenäste; *sd,* = accessorische Neuraldrüse der *Phallusia*.

1.
mz
n1
mz
ec
mz
a
dc
dc1
sd1
sd1
fg1
fg1
bb
a
3.
n1
fg
g
dc
pz
fb
ec
n
bb
sd
gs
2.
n1
gz
a
bz
fg1
pz
pz
dc
bb
sd1
a
dc1
fg1
A
5.
B
4.
6.
fg
7.
n1
gz
8.
n2
gz
mz
mz
bg
9.
gz
11.
qs
bg
n2
n2
bb
12.
bb
qs
bg
10.
gz
13.
qs
bg
14.
qs

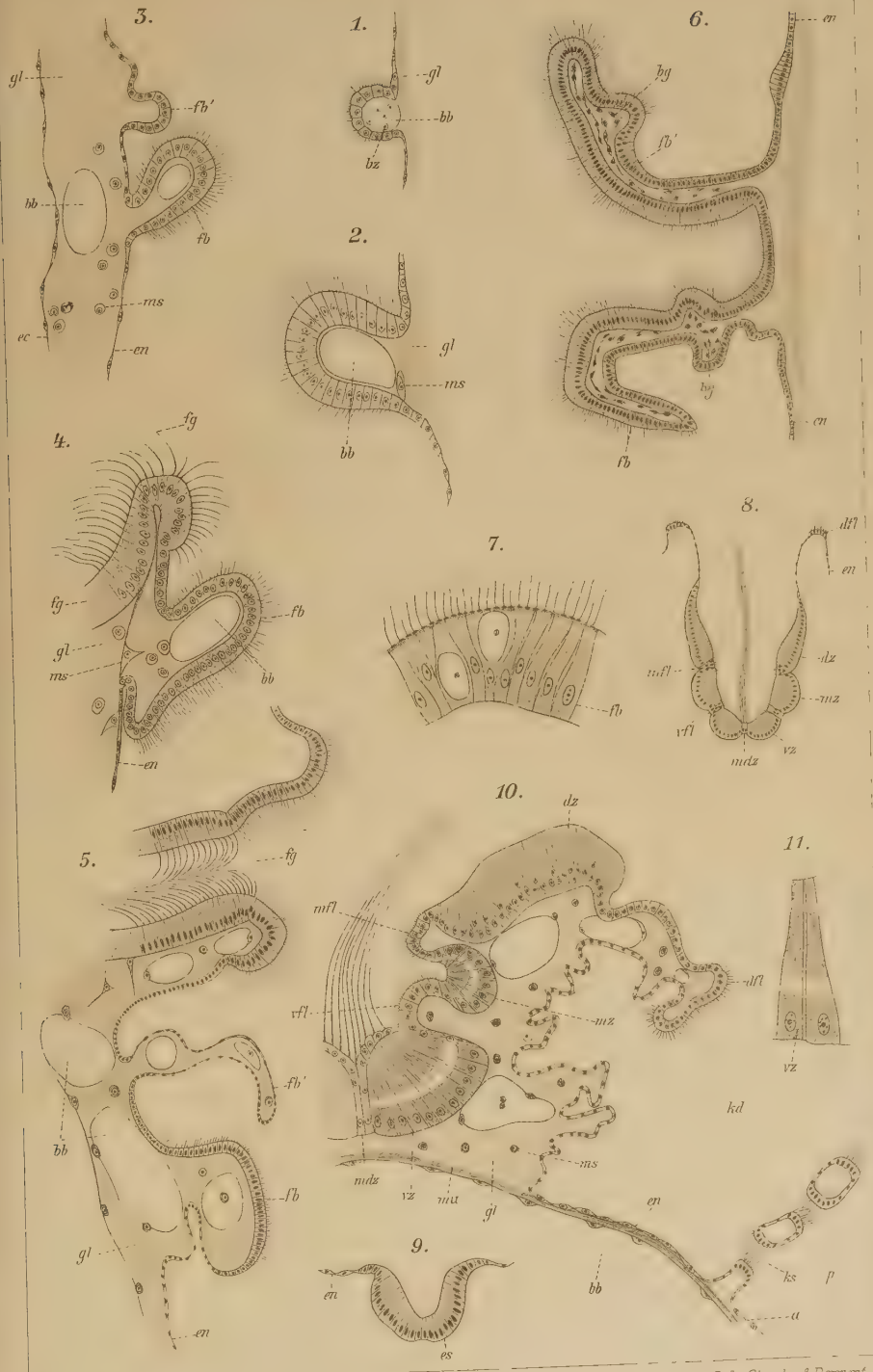
Erklärung von Tafel XVIII.

Ascidien.

Fig.

1. Querschnitt durch den Flimmerbogen von *Botryllus violaceus*. $\frac{3\,9\,6}{1}$.
2. In der Nähe des Endostyls geführter Querschnitt durch den Flimmerbogen von *Clavelina lepadiformis*. $\frac{5\,5\,0}{1}$.
3. Querschnitt durch den dorsalen Theil des Flimmerbogens von *Clavelina lepadiformis*. $\frac{3\,9\,6}{1}$.
4. Medianer Längsschnitt durch die hinter der Flimmergrube gelegene Region (Vereinigung der beiden Hälften des Flimmerbogens) von *Clavelina lepadiformis*. $\frac{3\,9\,6}{1}$.
5. Medianer Längsschnitt durch dieselbe Region einer kleinen *Ciona intestinalis*. $\frac{2\,6\,7}{1}$.
6. Querschnitt durch den Flimmerbogen einer *Cynthia papillosa*. $\frac{2\,6\,7}{1}$.
7. Stück aus einem Querschnitt durch den Flimmerbogen von *Phallusia mammillata*. $\frac{5\,5\,0}{1}$.
8. Querschnitt durch den Endostyl von *Botryllus violaceus*. $\frac{2\,6\,7}{1}$.
9. Querschnitt durch den Endostyl einer Knospe von *Botryllus violaceus*. $\frac{3\,9\,6}{1}$.
10. Querschnitt durch eine Endostylhälfte von *Ciona intestinalis*. $\frac{1\,9\,5}{1}$.
11. Zwei Zellen aus der Drüsenregion des Endostyls einer *Ciona intestinalis*. $\frac{3\,9\,6}{1}$.

Für die Abbildungen dieser Tafel gelten folgende besondere Buchstabenbezeichnungen: *fb,* = vordere Ringfalte des Flimmerbogens; *dfl* = dorsale, *mfl* = mittlere, *vfl* = ventrale Flimmerstreifen des Endostyls; *dz* = dorsale, *mz* = mittlere, *vz* = ventrale drüsige Seitenzonen oder Seitenstreifen des Endostyls; *mdz* = medianer Geisselzellstreifen des Endostyls; *mu* = Muskelzellen.



Lith. Giesecke & Devrient.

Vertiefung, die vom Cellulosemantel vollständig ausgefüllt wird. Es ist mir aufgefallen, dass diese Cellulosemantelregion zumeist nur sehr wenig Zellen enthält und vorwiegend aus homogener Grundsubstanz besteht (Fig. 5, Taf. XII). Die die Grube bildenden Zellen sind hoch prismatisch und verbinden sich durch eine Zone immer flacher werdender Elemente mit dem Plattenepithel der Haut. Die Kerne liegen an den inneren, der Leibeshöhle zugekehrten Zellenden und sind stark färbbar. Das fein granulirte Zellplasma zeigt nach Färbung mit Carmin- oder Hämatoxylinlösungen am äusseren Ende eine hellere Randzone, über welcher sich, ich weiss allerdings nicht, ob von jeder Zelle aus, feine haarförmige Fortsätze erheben. Ich vermochte nicht zu entscheiden, ob diese Erhebungen als Sinneszellenhaare oder als einfache protoplasmatische Fortsätze, wie sie überall an Ektodermzellen bei der Celluloseausscheidung auftreten können (vgl. oben p. 266), zu deuten seien. Im lebenden Thier sollen die Ektodermzellen der Ocellen nach Roule rothe Pigmentkörner führen. Die ektodermale Einstülpung wird dicht umschlossen von einer becherförmigen mesodermalen Zellmasse. Diese Zellen sind meist so intensiv gelbroth pigmentirt, dass die Zellkerne zwischen den Farbkörnern fast vollständig verschwinden. Sie sind vorwiegend stark abgerundet, kugelähnlich gestaltet, zum Theil durch den gegenseitigen Druck polyedrisch geformt und liegen in mehreren Schichten über einander (Fig. 6, Taf. XII). In ihrer unmittelbarsten Nachbarschaft liegen unpigmentirte Bindegewebszellen aller Art. Auch ausserhalb des Pigmentbechers finden sich in der Nähe des Ocellus einzelne oder zu kleineren Gruppen vereinigte, ganz ähnlich beschaffene Pigmentzellen in der Leibeshöhle vor (Fig. 4, Taf. XII).

In der Nähe der Ocellen bemerkt man zwischen den Muskeln und Bindegewebszellen feine Nervenästchen, doch vermochte ich ihren Zusammenhang mit den Epithelzellen des Organs und ihre Endigungsweise nicht zu erkennen. Nach Ussow tritt an jeden Augenfleck ein ziemlich starkes Nervenstämmchen wie ein Nervus opticus heran, um sich im Epithel aufzulösen.

Die physiologische Bedeutung der Ocellen scheint mir noch durchaus nicht aufgeklärt zu sein, da nicht einmal die Vorfrage, ob die Ascidien überhaupt Lichtstrahlen wahrnehmen können, sicher entschieden ist. Ich habe wiederholt *Ciona intestinalis,* deren Ocellen einen verhältnissmässig complicirteren Bau zeigen, in verschiedensten Weisen beschattet, ohne irgend eine Reaction des Thieres bemerken zu können. Andrerseits erwähnt neuerdings Castle (1896), dass die von ihm in Aquarien gehaltenen geschlechtsreifen Cionen $1-1^1/_2$ Stunden vor Tagesanbruch, zur Zeit, in der sie ihre Geschlechtsproducte auszuwerfen pflegen, in lebhafte Unruhe gerathen, wenn sie vom Lichte einer Lampe getroffen werden. Er schreibt der *Ciona* Lichtempfindlichkeit zu und glaubt, daraus erklären zu können, dass das Laichgeschäft immer nur zur ganz bestimmten Tagesstunde eintrete, nicht nur bei *Ciona*, sondern auch bei mehreren anderen Ascidien.

Der geschilderte Bau der Ocellen lässt diese in der That zur Perception von Licht- oder Wärmestrahlen nicht ungeeignet erscheinen. Wenn auch das zur Grube eingestülpte Ektodermepithel in Wirklichkeit eine Retina wäre, so darf man doch mit Sicherheit behaupten, dass dieses Auge kein bildersehendes sein kann. Nur hell und dunkel, verschiedene Lichtintensitäten und höchstens verschiedene Farbenqualitäten, obwohl dieses nicht gerade sehr wahrscheinlich ist, können mit einem so primitiv gebauten Sehorgan wahrgenommen werden.

Beachtet man das Vorkommen oder Fehlen der Ocellen bei den verschiedenen Ascidienarten, so möchte es fast so scheinen, als ob diesen Organen eine wichtigere physiologische Bedeutung überhaupt nicht zukommen könnte. Nach Heller sollen allen Species der Gattungen *Microcosmus, Cynthia, Styela* und *Polycarpa* die Augenflecke fehlen, während sie bei einigen *Molgula* vorhanden sind, bei anderen dagegen nicht. Nirgend findet sich eine Andeutung darüber, dass die augenlosen Formen in ihrem Verhalten in irgend einer Weise von den Ocellen tragenden sich unterscheiden möchten. Andrerseits scheinen sich verschiedene Species einer Gattung und vielleicht auch die Individuen einer Art bezüglich der Ocellen verschieden zu verhalten. Unter den Cionen dürften die Augenflecken nur bei *Ciona longissima**) Hartmeyer stets fehlen, während sie sonst immer sich finden. Ganz ausnahmsweise mögen sie vielleicht auch bei *Ciona intestinalis* vermisst werden; ich glaube mich nämlich bestimmt erinnern zu können, dass ich sie bei einigen Individuen, die in einem verdunkelten Kelleraquarium der Triester Station aufgewachsen waren, nicht aufzufinden vermochte.

2. Die Tastorgane.

Während bei den freischwimmenden Tunicaten, namentlich bei den Salpen, ziemlich hoch entwickelte Hautsinnesorgane bereits mehrfach nachgewiesen worden sind, stehen die Tastapparate der festsitzenden Ascidien, in soweit ich sie wenigstens habe nachweisen können, auf einer sehr primitiven Ausbildungsstufe. Alle Ascidien sind gegen Berührung von aussen her mehr oder minder fein empfindlich. Von den grossen Monascidien wussten das bereits die ältesten Zoologen, die sich mit diesen Thieren beschäftigt hatten, und an Synascidien (*Botryllus*) hat Gärtner schon im vorigen Jahrhundert nachgewiesen, dass bei leichter Berührung der Mundöffnung nur das betreffende Zooid, bei Reizung der gemeinsamen Cloakenöffnung das ganze System sich zusammenzieht und seine Körperöffnungen schliesst (vgl. oben p. 28). Es liegt daher nahe, in der Region der Mund- und Egestionsöffnung nach Nervenendigungen oder Sinneszellen zu suchen, welche als Tastapparate functioniren könnten. Als eine besonders geeignete Stelle für derartige Gebilde möchten von vornherein

*) Es scheint mir allerdings nicht durchaus festzustehen, dass diese Form, die Hartmeyer hauptsächlich auf Grund eines stielartigen Fortsatzes des Hinterleibes als neu betrachtet, eine gute Species sei.

die Mundtentakel erscheinen, nicht nur in Folge ihrer günstigen Lage im Mundeingang, sondern auch wegen der selbständigen Beweglichkeit, die ihnen zuweilen zukommt und die es ermöglicht, die Tastorgane zu den in den Mund eintretenden Fremdkörpern in jede beliebige Beziehung zu bringen. Doch muss dem gegenüber hier darauf hingewiesen werden, dass die Beobachtung der lebenden Thiere gelehrt hat, dass nicht die Tentakel, sondern der Mundeingang die tastempfindlichsten Stellen besitzen. Bei völlig ausgestreckten Thieren kann man, wie Roule an Phallusien und Lacaze-Duthiers und Delage an Cynthien beobachtet haben, die Tentakel mit einem durch die Mundöffnung eingeführten Stabe berühren, ohne bemerkenswerthe Störungen hervorzurufen. Dagegen erfolgen sofort lebhafte Contractionen, wenn der Mundrand unsanft berührt wird. Ich glaube nun bei *Botryllus violaceus* und *Ciona intestinalis* Sinneszellen aufgefunden zu haben, die als Tastorgane zu deuten sind.

Bei *Botryllus* sitzen diese Apparate an der Spitze der die Egestionsöffnungen von vorn überdeckenden und das Dach für den gemeinsamen Cloakenraum bildenden Anallappen. Sie werden gebildet von Gruppen eigenthümlich differenzirter Zellen des ektodermalen Hautepithels; Zellgrenzen vermochte ich zwischen den einzelnen Elementen in meinem conservirten Material nicht sicher wahrzunehmen. Die Zellgruppe erhebt sich als ein langer stabförmiger Fortsatz über die Oberfläche des Epithels und erstreckt sich tief in den äusseren Cellulosemantel hinein, fast durch seine ganze Dicke hindurch (Fig. 6, Taf. XVI). In mehreren Fällen sah ich ein Nervenästchen an diese Zellen herantreten, vermag aber über seine Endigungsweise nichts auszusagen.

Bei *Ciona intestinalis* fand ich Zellen mit starren Haarfortsätzen im Tentakelepithel (Fig. 4 und 5, Taf. XVI), konnte aber hier keine Nervenfasern nachweisen, die sich diesen Elementen verbunden hätten. Wenn ich sie trotzdem für Sinneszellen halte, so geschieht dies, weil der Conservirungszustand meines Materials nicht ausreichend war, um alle im lebenden Thier vorhandenen feinsten Nervenverzweigungen erkennen zu lassen, und ich daher die Anwesenheit feiner Nervenästchen neben den fraglichen Zellen wohl annehmen darf. Ueberdies unterscheiden sich diese mit Haarfortsätzen versehenen Zellen von den benachbarten indifferenten des Tentakelepithels ziemlich auffallend.

Ich möchte jedoch nicht unterlassen, hier darauf hinzuweisen, dass die Deutung der eben beschriebenen Gebilde als Tastapparate nicht jeden Zweifel vollständig ausschliesst. In ganz ähnlicher Weise wie die Sinneshaare bei *Ciona* erstrecken sich die Secretfäden der indifferenten und die Cellulosesubstanz secernirenden ektodermalen Epithelzellen in den Cellulosemantel hinein, so dass ein Irrthum bei der Untersuchung des lediglich in Alkohol oder Formol conservirten Materials leicht unterlaufen kann. Ferner findet man öfters, wie es mir schien besonders bei ganz alten nicht mehr voll lebenskräftigen Thieren, im Spätsommer und Herbst und auch nach mangelhafter Conservirung den Epithelverband der

Ektodermzellen in der Mundhöhle und an den Tentakeln etwas aufgelockert und die einzelnen Elemente mit frei erhobenen Zacken und Spitzen endigend, die verstümmelten Sinneshaaren nicht unähnlich erscheinen, obwohl sie nervöse Endapparate zweifellos nicht sein können.

VII. Der Kiemendarm.

Am Kiemendarm lassen sich zwei hinter einander gelegene Abschnitte unterscheiden. Der vordere schliesst sich unmittelbar an die Mundhöhle an und wird nicht von Kiemenspalten durchbrochen; man bezeichnet ihn als Präbranchialzone. Bei allen Ascidien tritt in dieser ein histologisch eigenartig differenzirtes reifenförmiges Gebilde auf: der Flimmerbogen. Der hintere Abschnitt ist stets weit umfangreicher als der vordere und stellt einen geräumigen Sack dar, an dem sich fünf Wände unterscheiden lassen. Eine besondere Vorderwand fehlt, da hier eine weite Verbindung mit der Präbranchialhöhle und Mundhöhle besteht. Die beiden seitlichen Wände werden von Spalten durchsetzt und functioniren als Kiemen. Auf der ventralen Seite breitet sich der Endostyl aus, auf der dorsalen differenzirt sich die Dorsalfalte (Dorsallamina), und die Hinterwand, die den Kiemendarm vom Verdauungstractus scharf abgrenzt, ist nur von dem gewöhnlich verhältnissmässig engen Oesophagus-eingang durchbohrt.

Die Form und der Bau des Kiemendarmes zählen zu den wichtigsten für die Systematik der Ascidien verwerthbaren Merkmalen. Doch scheint es mir freilich nicht richtig zu sein, die gesammte Tunicatensystematik lediglich auf die Beschaffenheit des Kiemendarmes zu gründen, wie das Lahille versucht hat (vgl. oben p. 74 u. fg.). Die einseitige Verwerthung dieses Gesichtspunktes führt meines Erachtens zu keinem natürlichen System der Tunicaten, sondern schafft vielfach neue künstliche Gruppen und trennt andrerseits näher verwandte Formen weiter von einander ab.

Als die ursprünglichste Form des Kiemendarmes möchte wohl die regelmässig schlauchförmige zu gelten haben, wie sie sich etwa bei *Clavelina* oder *Ciona* und den meisten Synascidien vorfindet. Die Längsaxe des Kiemendarmes und die Principalaxe des ganzen Körpers fallen hier zusammen; Endostyl und Dorsalfalte verlaufen parallel zu einander und erstrecken sich von vorn nach hinten über die ganze Länge der Kieme. Die Lateralaxe und die dorso-ventrale stehen auf der Längsaxe senkrecht und sind beträchtlich kürzer als diese. Störungen dieses primären Verhaltens treten in der Regel nur da auf, wo die äussere Körperform sich verändert zeigt. Doch gestatten ähnliche Körperformen verschiedener Gattungen nicht, auf Formähnlichkeiten der Kiemendärme zu schliessen. So erscheint z. B. unter den gestielten Monascidien bei *Fungulus* und *Boltenia* das normale Verhalten des Kiemendarmes nur wenig verändert, bei *Corynascidia* dagegen hat nur der Endostyl seine typische Lagebeziehung behalten, während alle anderen Theile wesentlich verrückt und modificirt

worden sind (vgl. die Textfig. 13—15 auf p. 156 u. 157). Bei *Cholyosoma Macleayanum* ist wieder der Körper in der Richtung der Hauptaxe stark verkürzt und schildähnlich flach gedrückt, hinten mit breiter Basis festgewachsen, und in Folge davon gewinnt nach N. Wagner der gesammte Kiemendarm eine mehr horizontale Ausbreitung.

Auf die mannigfachen Verschiedenheiten, die die Form des Kiemendarmes bei den verschiedenen Gattungen darbieten kann, näher einzugehen liegt mir hier fern. Die wichtigsten Eigenthümlichkeiten werden in dem die Systematik behandelnden Kapitel Erwähnung finden.

1. Die Präbranchialzone des Kiemendarmes.

Die Praebranchialzone beginnt dicht hinter dem Tentakelkranz, den ich noch der Mundhöhle zugerechnet habe (vgl. oben p. 273), und erstreckt sich nach hinten bis zu dem vorderen Verwachsungssaum zwischen dem inneren Peribranchial- und dem Kiemendarm-Epithel, d. h. also bis unmittelbar zum Vorderrand der vordersten Kiemenspaltenreihe. Durch den Flimmerbogen wird sie in zwei Theile zerlegt: einen vorderen und einen hinteren, die bei den verschiedenen Formen eine sehr verschiedene Ausdehnung haben. Fast immer ist der vordere sehr beträchtlich länger als der hintere, und nur selten sind beide ziemlich gleich lang. Bei *Phallusia mammillata* und anderen rückt der Flimmerbogen so weit nach hinten, dass von einer hinteren Präbranchialzone kaum noch die Rede sein kann (Textfigur 62). Einige Forscher (Herdman, Maurice) nennen daher überall nur die vor dem Flimmerbogen gelegene Region Präbranchialzone und unterscheiden den dahinter gelegenen undurchbrochenen Theil der Kiemendarmwand nicht besonders von dem eigentlichen perforirten Kiemenabschnitt.

Im Gegensatz zu der hier vertretenen Auffassung lassen auch manche Autoren (Julin) den Kiemendarm erst beim Flimmerbogen beginnen und rechnen die vordere Präbranchialzone der Mundhöhle (région buccale ou coronale) zu. Aus histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Gründen scheint mir aber das nicht gerechtfertigt zu sein. Denn das vom Cellulosemantel bedeckte Mundepithel reicht normaler Weise nur bis zu den Tentakeln, und in den Embryonen und Knospen erstreckt sich das innere Keimblatt bis vor den Flimmerbogen, ohne sich allerdings von der ektodermalen Mundbucht später scharf abgrenzen zu lassen.

Die Wandung des präbranchialen Kiemendarmes ist ein durchaus einschichtiges, meist ziemlich stark abgeflachtes Epithel. Zuweilen (*Phallusia*) sind die Zellen kubisch oder pflastersteinähnlich geformt, bleiben aber immer nur recht klein. Hin und wieder begegnet man kleinen Drüsenzellen. Das Epithel erscheint, wenigstens bei geöffnetem Sipho, in der Regel ganz glatt und straff ausgespannt, faltet sich aber bei starken Contractionen des Thieres in verschiedener Weise. Auch

kleinere persistirende Furchen und Falten scheinen nicht selten vorzukommen; ihr Verlauf ist mehr oder minder unregelmässig, horizontal oder vertical. Der regelmässig auftretenden Dorsalfurche bei *Microcosmus* ist bereits oben (p. 269) Erwähnung gethan worden.

Fig. 62.

Längsschnitt durch die Präbranchialregion von *Phallusia mammillata* $^{145}/_{1}$. Nur die dem Kiemendarm und den Tentakeln benachbarten Gewebe des mittleren Blattes sind eingezeichnet worden. *bb* = Blutbahnen; *ec* = Ektodermepithel der Mundhöhle; *ec,* = Ektodermepithel des Peribranchialraumes; *en* = Entoderm des Kiemendarmes; *fb* = Flimmerbogen; *fb,* = vordere Ringfalte am Flimmerbogen; *gt* = Gallerte der primären Leibeshöhle; *ms* = Mesenchymzellen; *n* = Nervenast; *p* Peribranchialraum; *pp* = Papillen der Präbranchialzone; *pz* = gelbe Pigmentzellen (parasitäre Algen); *rm* = Ringmuskeln; *t* = Mundtentakel.

Bei einigen Formen (*Phallusia mammillata*, nach Julin auch bei *Ascidia mentula*, *Ascidiella venosa* und anderen) ist die ganze Präbranchialzone mit kleinen papillenförmigen Erhebungen besetzt, die zumeist senkrecht, zuweilen auch etwas schräg der Oberfläche aufsitzen. Das Papillenepithel zeigt die wesentlich gleiche Beschaffenheit wie das Entoderm an den anderen Stellen dieser Zone; es umschliesst immer nur sehr wenige Bindegewebszellen, die in die Leibeshöhlengallerte eingebettet sind. In grösseren Papillen treten zuweilen winzige Blutbahnen auf, dagegen habe ich unter den Mesenchymzellen keine Muskelelemente wahrgenommen und glaube daher, dass die Zapfen starr und unbeweglich sind (vgl. Textfigur 62). Bei *Ascidia kuneides* Sluiter sind in den Papillen dunkle Pigmente angehäuft.

Auch bei einzelnen Synascidien findet man im Präbranchialraum einige kleine Papillen (*Distoma decerratum* Sluiter).

Die Bedeutung der Papillen dürfte wohl darin bestehen, dass zwischen ihnen kleinere, mit dem Athmungswasser eingetretene, zur Ernährung geeignete Organismen leichter sich verfangen, besser festgehalten und füglich in den Bereich der vom Flimmerbogen bewegten Schleimmassen gebracht werden können, als es bei glatten Präbranchialwänden der Fall ist.

In die Präbranchialzone mündet dorsal und median die Flimmergrube. Die Oeffnung liegt gewöhnlich auf einer höckerförmig in das Kiemendarmlumen vorspringenden Erhebung, in deren Bereich die grossen aus dem ektodermalen primären Nervenrohr stammenden Geisselzellen der Flimmergrubenwand allmählich in das flachere Epithel des Entoderms übergehen. Die Grenze zwischen beiden Theilen lässt sich im entwickelten Thier in der Regel nicht mehr sicher bestimmen.

2. Der Flimmerbogen.

Den Flimmerbogen kannte schon Savigny als ein allen Ascidien constant zukommendes Gebilde, und er beschrieb ihn als „sillon circonscrivant l'entrée de la cavité branchiale. Cuvier und Delle Chiaje haben das Organ gelegentlich ebenfalls gesehen, aber als „Nervenring" gedeutet. Huxley und Hancock bezeichnen den Flimmerbogen als peripharyngeal or ciliated band, pericoronal ridge. Lacaze-Duthiers nennt ihn gouttière péricoronale, sillon péricoronal oder, wie auch Ed. Van Beneden, cercle péricoronal; Julin und andere unterscheiden an ihm einen bourrelet und sillon péricoronal. Die deutschen Autoren gebrauchen ausser Flimmerbogen auch die Ausdrücke Flimmerreifen und Flimmerrinne.

Der **Bau** des Flimmerbogens zeigt in den verschiedenen Gruppen der Ascidien verschiedene Ausbildungsstufen einer phylogenetischen Entwicklungsreihe. Dadurch, dass man nicht die einfachste und primärste Form des Organs, sondern die am eigenartigsten modificirte Endform zum Ausgang für vergleichende Speculationen über die morphologische

Bedeutung des Flimmerbogens machte, gelangte man mehrfach zu meines Erachtens verfehlten Schlussfolgerungen. Bei den Appendicularien fanden wir den Flimmerbogen ausserordentlich einfach gebaut. Der auf jeder Seite verlaufende Halbbogen stellte im einfachsten Fall nur eine Wimperzellreihe dar; bei den höher entwickelten Formen erwies sich der Bogen mehrere Zellen breit (vgl. oben p. 113). An dieses letztere Verhalten schliesst sich die einfachste Form des Flimmerbogens der Ascidien unmittelbar an.

a) Den einfachsten und ursprünglichsten Bau des Flimmerbogens habe ich bei manchen Synascidien angetroffen und an *Botryllus violaceus* speciell untersucht. In ähnlicher Weise wie bei den Appendicularien stellt sich das Organ hier als ein nur wenige Zellen breiter, in den Kiemendarm mehr oder minder tief bogenförmig vorspringender Reifen dar (Fig. 1, Taf. XVIII). Die kleinen prismatisch oder kubisch geformten Zellen tragen an der das Kiemendarmlumen begrenzenden Seite ziemlich starke Wimpern und besitzen deutliche Kerne. Von dem Plattenepithel der Präbranchialzone hebt sich der Flimmerbogen meist scharf ab, doch finden sich stellenweise sowohl vorn als hinten Zellen, welche einen allmählichen Uebergang zwischen beiden Zellformen vermitteln.

Von der primären Leibeshöhle her wuchert Mesenchymgewebe mit der gallertartigen Zwischensubstanz in die Axe des Reifens hinein, um diesen vollständig auszufüllen. Stets bleiben aber ein oder auch mehrere circulär verlaufende Lückenräume als Blutbahnen im Flimmerbogen bestehen. Dieses Einwuchern des Mesenchyms findet sich in constanter Weise bei allen Ascidien wieder, nur dass es bei den höher entwickelten Formen des Flimmerbogens in reichlicherer Menge erfolgt und dass auch die Blutbahnen an Ausdehnung und zum Theil auch an Zahl zunehmen. Diese den Flimmerbogen erfüllenden mesodermalen Gewebe werden in diesem Kapitel keine weitere Berücksichtigung finden, sondern an späterer Stelle besprochen werden.

Ventral geht der Flimmerbogen jederseits in das dorsale, den Endostyl auf seiner ganzen Länge begleitende Flimmerband direct über; auf der Dorsalseite vereinigen sich die beiden Bogenhälften in der Medianebene hinter der Mündung der Flimmergrube zur Bildung eines etwas breiteren Flimmerfeldes, das den wesentlich gleichen histologischen Bau zeigt wie die seitlichen und ventralen Partien des Flimmerbogens. Diese dorsale Medianpartie ist von dem bewimperten Rande der Flimmergrube nur durch eine äusserst schmale, wenige Zellen breite Zwischenzone getrennt, die keine Wimpern trägt. In anderen Fällen hängt die Bewimperung der Flimmergrube, wie aus den Abbildungen Herdman's für *Botrylloides fulgurale* und Metcalf's für *Botryllus Gouldii* (vgl. Textfigur 59 *B* auf p. 309) ersichtlich ist, direct mit der des Flimmerbogens zusammen. Doch bedingt das keinen wesentlichen Gegensatz, denn die Zwischenzone ist bei *Botryllus violaceus* so eng, dass sie die Länge der Cilien kaum übertrifft und jedenfalls eine Berührung der Wimperspitzen beider Organe

in der Medianebene nicht völlig verhindern kann. Die Erörterung dieser Verhältnisse schien mir deshalb nicht unwichtig zu sein, weil Maurice (vgl. die Anmerkung auf p. 318) aus dem Vorkommen einer wimperlosen Zwischenzone geschlossen hatte, dass das aus der Flimmergrube eventuell austretende Secret nicht zur Förderung der Verdauung bestimmt sein könne, da es jene wimperlose Zone nur schwer zu passiren und weiter hinten mit den aufgenommenen Speisen kaum in Berührung zu treten vermöchte. Wie man sieht, verhalten sich in dieser Beziehung die hier genannten Formen ganz anders.

b) Eine etwas weiter vorgeschrittene Ausbildungsstufe des Flimmerbogens bietet *Clavelina lepadiformis* dar. Das Organ ist beträchtlich breiter, der in das Kiemendarmlumen vorspringende Bogen höher und daher auch die Gesammtzahl der mit langen Wimpern versehenen Zellen wesentlich höher als bei *Botryllus* (Fig. 2, Taf. XVIII). Bei stärkeren Contractionen der Leibesmuskulatur erfährt oft auch der Flimmerbogen nicht unbeträchtliche Formveränderungen; diese können rechts und links in recht verschiedenen Weisen zum Ausdruck kommen, so dass zuweilen die Querschnitte eines Organs sich recht auffallend unterscheiden (Seeliger, 1893). Aehnliche und noch stärkere Verschiedenheiten im Verlaufe eines Flimmerbogens desselben Thieres finden sich auch häufig bei den grossen Monascidien, deren Organ einen complicirteren Bau aufweist; am beträchtlichsten fand ich sie bei *Cynthia papillosa*, worauf weiter unten (p. 331) noch hingedeutet ist.

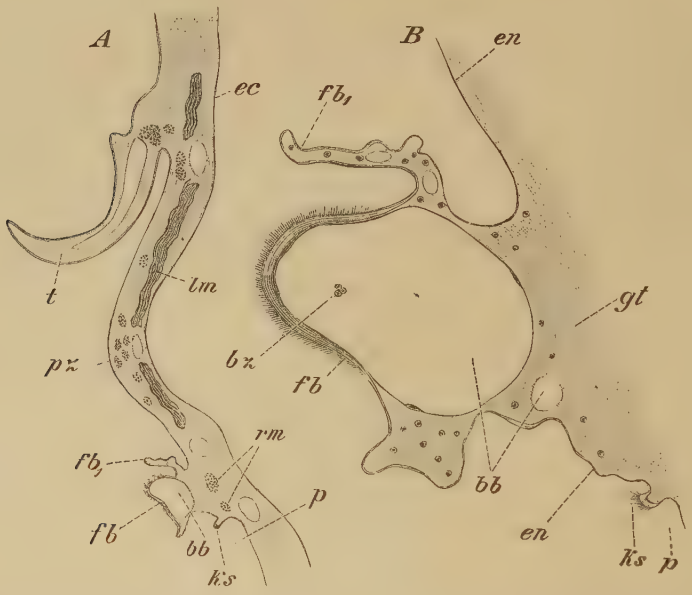
Ziemlich constant liegt auf jeder Seite dicht vor dem Flimmerbogen eine diesem parallel verlaufende, längere oder kürzere, mehr oder minder tief in das Kiemendarmlumen vorspringende Ringfalte des präbranchialen Entodermepithels. In diesen vorderen Ringfalten sind die Zellen ungefähr kubisch geformt, dicker als im entodermalen Plattenepithel, aber niedriger als im Flimmerbogen selbst; eine Wimperbekleidung war nicht nachweisbar (Fig. 3, Taf. XVIII). Dorsalwärts flachen sich diese Falten immer mehr ab und verschwinden gänzlich, und in der Medianebene erscheint, ähnlich wie bei *Botryllus*, der Flimmerbogen verbreitert und von dem hinteren Rande der Flimmergrube durch eine schmale wimperlose Zwischenzone geschieden (Fig. 4, Taf. XVIII).

c) Wohl bei allen Monascidien und auch bei einigen Synascidien (*Fragaroides*) zeigt der Flimmerbogen einen etwas höheren Grad der Ausbildung bei meist recht beträchtlicher Grössenzunahme. Die auf dem zuletzt beschriebenen Stadium noch unvollkommen entwickelte vordere Ringfalte schliesst sich dorsal und ventral zu einem vollständigen Reifen, so dass vor dem ursprünglichen Flimmerbogen, zwischen diesem und der vorderen ihm vollkommen parallel verlaufenden Ringfalte, eine continuirliche circuläre, mehr oder minder tiefe Rinne (sillon péricoronal oder gouttière péricoronale der französischen Autoren) entsteht. Da die vordere Ringfalte auf diesem Stadium zu einem vollständigen Reifen geschlossen ist, erhebt sie sich auch in der Medianebene dorsal kammförmig

in der wimperlosen Zwischenzone zwischen der Flimmergrube und dem eigentlichen Flimmerbogen (Fig. 5, Taf. XVIII).

Bei den meisten Ascidien besteht die Ringfalte aus wimperlosen Zellen, und daher ist die Rinne nur hinten von den Flimmerzellen des Flimmerbogens begrenzt. In diesen Fällen unterscheiden sich der eigentliche Flimmerbogen und die vordere Ringfalte meist recht auffallend nicht blos durch Vorhandensein oder Fehlen der Bewimperung, sondern auch durch die übrige histologische Beschaffenheit und die Art der Faltung des Epithels. So ist z. B. bei *Ciona* die vordere Falte von vorn nach hinten stark comprimirt, kammförmig gestaltet, während

Fig. 63.



A Längsschnitt durch die Präbranchialregion einer *Ciona intestinalis*, circa $^{30}/_{1}$
B Der Flimmerbogen aus einem benachbarten Schnitt stärker vergrössert $^{145}/_{1}$
bb = Blutbahnen; *bz* = Blutzellen; *ec* = Ektodermale Leibeswand; *en* = Entodermepithel; *fb* = Flimmerbogen; *fb*$_1$ = vordere Ringfalte; *gt* = Gallerte der primären Leibeshöhle; *ks* = Kiemenspalte; *lm* = Längsmuskeln; *p* = Peribranchialraum; *pz* = Präbranchialzone des Kiemendarmes; *rm* = Ringmuskeln; *t* = Mundtentakel.

der hintere Bogen ansehnlich breit erscheint, hinten allmählich die Bewimperung verliert und dort ein Plattenepithel bildet, das unregelmässig ausgebuchtet ist (vgl. Textfigur 63 *A*, *B*, sowie Fig. 5, Taf. XVIII). Besonders wichtig werden diese Unterschiede, wenn im Flimmerbogenepithel Drüsenzellen auftreten, die im vorderen Reifen stets zu fehlen scheinen (vgl. hier die Textfigur 62 auf p. 326). Verhältnissmässig zahlreich finden sich, wie zuerst Julin nachgewiesen hat, solche Drüsenzellen bei *Phallusia mammillata* (Fig. 7, Taf. XVIII, Textfigur 74 *A*). Ganz vereinzelt

und nicht einmal constant bei allen Individuen traf ich aber auch bei *Clavelina lepadiformis* und *Ciona intestinalis* solche Elemente im Flimmerbogen an. Bei ihrer stets nur sehr geringen Anzahl kann hier aber die producirte Schleimmenge nur eine äusserst geringe sein und daher für die Nahrungsaufnahme eine wesentliche selbständige Bedeutung nicht besitzen.

Zuweilen (Cynthien) erfährt die vordere Ringfalte eine höhere Ausbildung, gewinnt Bewimperung und gleicht dann spiegelbildlich durchaus dem hinteren Flimmerbogen, so dass beide Gebilde zusammen wie ein einheitliches Organ erscheinen, an dem eine vordere und hintere, eine Rinne umschliessende Partie unterschieden werden können. Sehr scharf ausgeprägt zeigt sich dieses Verhalten bei *Cynthia papillosa* (Fig. 6, Taf. XVIII). Die von den Wimperwänden vorn und hinten begrenzte Rinne erweist sich hier an den verschiedenen Stellen in Form und Tiefe überaus variabel. Zuweilen ist sie nur ganz flach, so dass Flimmerbogen und vordere Ringfalte in den Durchschnitten tellerförmig, fast flach ausgebreitet daliegen, zuweilen wieder ist sie sehr tief, und ihre Wandungen weisen dann verschieden geformte hufeisenähnliche oder trichterförmige Querschnittsbilder auf.

Von den früheren Autoren wird überall die vordere Ringfalte nur als ein besonderer Theil des Flimmerbogens selbst aufgefasst. Julin nennt sie in höchst unpassender Weise lèvre interne du bourrelet péricoronal, obwohl sie doch näher der Mundöffnung, also mehr nach aussen zu, liegt als der hintere Bogen, den er als lèvre externe bezeichnet. Viel richtiger hatte man schon früher (Lacaze-Duthiers und andere) am Flimmerbogen eine Vorderlippe (lèvre antérieure = vordere Ringfalte*) und Hinterlippe (lèvre postérieure = eigentlicher Flimmerbogen) unterschieden. Wenn ich hier diese beiden Gebilde nicht als verschieden differenzirte Abschnitte eines ursprünglich einheitlichen Bogens, sondern als zwei, zwar dicht neben einander, aber doch selbständig aufgetretene Faltenbildungen des Präbranchialepithels betrachtet habe, so waren mir für diese Auffassung solche Verhältnisse ausschlaggebend, wie sie oben als Stadium b) für *Clavelina* beschrieben wurden. Doch verhehle ich mir nicht, dass eine endgültige Klärung dieser Frage erst durch die Untersuchung der ontogenetischen Entwicklung des auf der höheren Ausbildungsstufe (c) stehenden, durch eine vordere Ringfalte ausgezeichneten Flimmerbogens zu erwarten ist. Die Querschnitte durch die ausgebildeten Organe bei *Ciona* (Textfigur 63) und *Cynthia* (Fig. 6, Taf. XVIII) scheinen sogar auf den ersten Anblick eher darauf hinzudeuten, dass eine ursprünglich einheitliche, in das Kiemendarmlumen bogenförmig sich vorwölbende Ringfalte erst nachträglich

*) Da Lacaze-Duthiers das Vorderende der Ascidie als hinteres oder unteres bezeichnet, ist es selbstverständlich, dass seine „lame inférieure“ des „cercle péricoronal“ die vordere Ringfalte bedeutet.

durch eine tiefere Ringfurche in zwei später zum Theil verschieden sich weiter bildende Abschnitte zerlegt worden wäre.

d) Bei mehreren Monascidien (*Corella parallelogramma*, *Ascidiella scabra*, *Ascidiella venosa*, *Ascidia mentula*, *Ascidia compressa*) beobachtete Julin (1881) Verhältnisse, die von den eben beschriebenen nicht unwesentlich abweichen sollten. Auch hier setzt sich zwar der Flimmerbogen aus zwei Falten zusammen, aber nur die vordere Ringfalte soll zu einem vollständigen Kreise geschlossen sein, die hintere dagegen, der eigentliche Flimmerbogen, aus zwei vollständig getrennten, rechts und links gelegenen Hälften bestehen. Jede dieser beiden Hälften verschmilzt ventral mit der vorderen Falte und endet dorsal, ohne die Medianebene zu erreichen, entweder mit freiem sich verflachendem Rande oder indem sie, sowie es ventral der Fall ist, mit der vorderen Ringfalte verwächst. Die zwischen der Ringfalte und dem Flimmerbogen gelegene Flimmerrinne besteht also hier ebenfalls aus zwei völlig getrennten Theilen, aus zwei halbkreisförmigen Rinnen, von denen jede sowohl ventral wie dorsal allmählich sich abflacht und selbständig endigt.

In gewisser Weise würde der Flimmerbogen der *Molgula ampulloides* nach den Angaben von Van Beneden und Julin (1884) ein Zwischenstadium zwischen diesem und dem vorher beschriebenen Verhalten darbieten. Denn während die vordere wimperlose Ringfalte sich so wie überall kreisförmig schliesst, zeigt der Flimmerbogen dorsal in der Medianebene ein bei den verschiedenen Individuen wechselndes Aussehen. Häufig verbinden sich hier der rechte und linke Halbbogen so wie die Vorderfalte zu einem vollständigen Ringe, zuweilen aber bleiben die beiden Hälften auch getrennt und unverbunden bestehen.

Jene von Julin untersuchten Formen bieten auch in sofern eine Besonderheit, als die zwischen beiden Falten gelegene Flimmerrinne zwar allseitig von einem gleichartigen Cylinderepithel umgrenzt wird, aber doch nur an ihrem Grunde und nicht auch vorn und hinten Wimpern trägt. Ebenso sind beide Falten des Flimmerbogens auf der in das Kiemendarmlumen vorspringenden Höhe mit je einem Flimmerband ausgestattet. Die Flimmern senken sich mit verdickten Enden in das Plasma der Cylinderzellen ein, so dass diese einen von Poren durchsetzten Randsaum zu besitzen scheinen. Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, dass gegen diese Darstellung Julin's später Roule (1884) nachdrücklich Widerspruch erhoben hat. Bei *Ascidia mentula* und *Ascidia scabra* hat er den Flimmerbogen untersucht und hier im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse angetroffen wie bei *Ciona intestinalis*. Darnach möchte es fast so scheinen, als ob das von Julin beschriebene Verhalten, dass nämlich rechts und links zwei isolirte und völlig getrennte Flimmerrinnen bestehen, bei den Ascidien überhaupt nicht vorkomme.

Epibranchialrinne. Eine besondere Besprechung erfordert die mediane dorsale Region, in der die rechten und linken Bogenhälften

sich vereinigen, denn hier finden sich bei verschiedenen Formen recht beträchtliche und wichtige Unterschiede. Sehr häufig (*Ciona*) erweitert sich hier die zwischen der vorderen und hinteren Ringfalte des Flimmerbogens gelegene Rinne zu einer mehr oder minder umfangreichen, verschieden geformten Vertiefung. Gewöhnlich buchtet sich nur die hintere Ringfalte schnabelförmig nach hinten aus, und indem sie sich gleichzeitig verbreitert, entsteht ein kleines medianes Wimperfeld (diverticule coronale von Lacaze und Delage), das in der Regel nur wenig vertieft erscheint (Textfigur 64). Von der Dorsalfalte des Kiemendarmes ist hier der Flimmerbogen scharf und deutlich abgegrenzt, denn unmittelbar

Fig. 64.

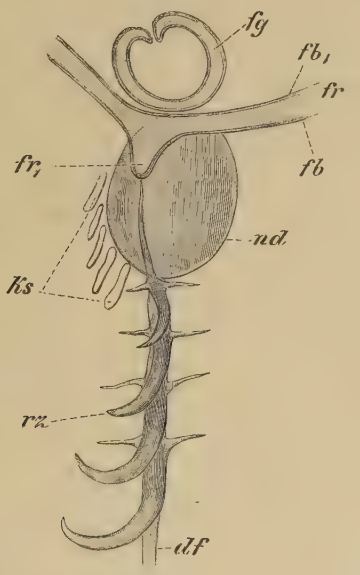


Fig. 65.

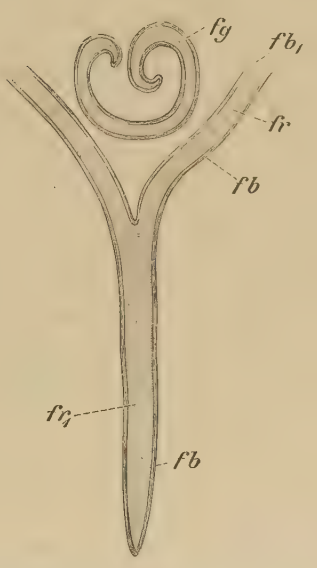


Fig. 64. Die Region der Flimmergrube und das Vorderende der Dorsalfalte einer jungen *Ciona intestinalis* von innen aus gesehen $^{50}/_{1}$.

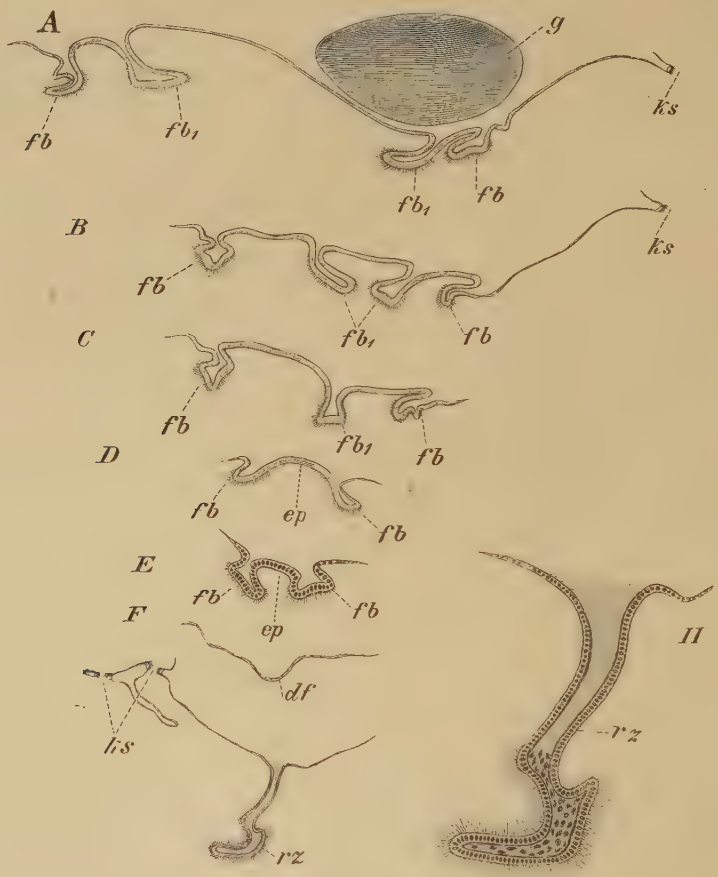
Fig. 65. Schematische Darstellung der Epibranchialrinne einer *Ascidia*.
df = Dorsalfalte; *fb* = hintere Ringfalte des Flimmerbogens; *fb,* = vordere Ringfalte; *fg* = Flimmergrube; *fr* = Rinne des Flimmerbogens, von beiden Ringfalten begrenzt; *fr,* = Mediane Erweiterung der Rinne, sog. Epibranchialrinne; *ks* = Kiemenspalten, nur einige sind eingezeichnet; *nd* = Neuraldrüse; *rz* = Rückenzapfen.

nach hinten zu folgt zunächst eine breite Zone unregelmässig und sehr flach gewellten Plattenepithels (Fig. 9, Taf. XVI, zeigt sie im Längsschnitt, Textfigur 57, p. 304 im Querschnitt getroffen), während die eigentliche, Rückenzapfen tragende Dorsalfalte erst in einiger Entfernung merklicher hervortritt und sich kammförmig erhebt. Aehnlich wie bei *Ciona* verhält sich diese dorsale Medianpartie des Organs bei zahlreichen anderen Formen, bei *Rhodosoma, Rhopalaca* und anderen Monascidien und, wie es scheint, bei allen den Synascidien, deren Flimmerbogen aus zwei Ringfalten

lich zusammensetzt. Die Unterschiede beschränken sich im Wesentlichen darauf, dass das mediane Wimperfeld bald mehr bald weniger schmal und längsgestreckt sein kann.

Bei den meisten Cynthideen und Molguliden, ferner bei allen (?) Species der Gattungen *Corella*, *Ascidia*, *Phallusia*, *Ascidiella* etc. scheinen

Fig. 66.



Acht Querschnitte durch die Dorsalregion des Flimmerbogens und das Vorderende der Dorsalfalte von *Cynthia papillosa* $^{85}/_{1}$. Für $E = {}^{145}/_{1}$; für $H = {}^{267}/_{1}$. *df* = Dorsalfalte; *ep* = Epibranchialrinne; *g* = Ganglion; *fb* = hintere, *fb*, = vordere Ringfalte des Flimmerbogens; *ks* = Kiemenspalte; *rz* = Rückenzapfen.

auf den ersten Anblick recht verschiedene und eigenartige Verhältnisse in der Ausbildung der dorsalen Medianzone des Flimmerbogens zu herrschen; ich stimme aber mit Roule darin überein, dass die von Julin gegebene Deutung und Auffassung unzutreffend ist und dass auch hier derselbe Typus wie bei *Ciona* vorliegt, wenngleich er in recht erheblicher Weise modificirt sein kann. Nachdem die rechte und linke Hälfte des Flimmerbogens sich dorsal der Medianebene genähert haben (Textfigur 66), vereinigen sich zunächst nur die beiden Hälften der

vorderen Ringfalte (*B*, *C*), während die der hinteren parallel zu einander weiter nach hinten verlaufen und einen Längscanal zwischen sich einschliessen (*D*). Erst am Hinterende dieses Canals verschmelzen die beiden Flimmerbogenhälften mit einander (*E*), und dahinter beginnt die die Rückenzapfen tragende Region der Dorsalfalte (*F. G.*).

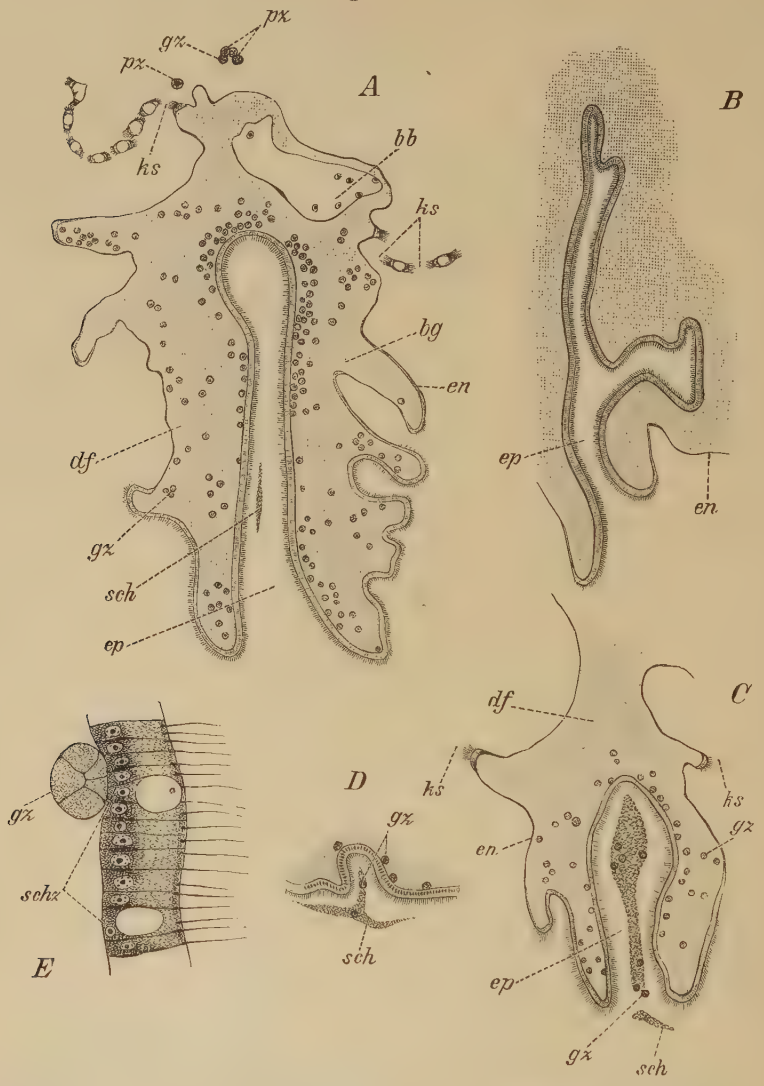
Während hier bei *Cynthia* der vom hinteren Dorsaltheil des Flimmerbogens umschlossene Canal nur kurz und seicht ist, erscheint er in anderen Fällen verhältnissmässig sehr tief und langgestreckt (vgl. Fig. 20, Taf. XIX). Man hat diesen Canal als Epibranchialrinne bezeichnet (gouttière épibranchiale nach Julin, gouttière dorsale nach Roule) und als den Vordertheil der Dorsalfalte aufgefasst, der in einer dem Endostyl vergleichbaren Weise sich umgebildet hätte (Julin). Wie hier aber gezeigt wurde, kommt die Epibranchialrinne dadurch zu Stande, dass die Dorsalregion des Flimmerbogens sich weit nach hinten ausdehnt und auf die Dorsalfalte, die sich ganz im Bereich der Kiemenspaltenregion erhebt, hinübergreift. (Vgl. hier die beiden Textfiguren 64 und 65, p. 333.)

Im Bereiche der Epibranchialrinne erscheint daher das Vorderende der Dorsalfalte wie durch einen Längsspalt in zwei Lamellen getheilt. Bei *Phallusia mammillata* ist dieser Längsspalt von ansehnlicher Länge und Tiefe; er reicht weit nach hinten und spaltet die Dorsalfalte fast bis zu ihrer dorsalen Basis in zwei annähernd gleiche rechts und links gelegene Hälften (Textfigur 67, *A*). Nach vorn zu flacht sich die Rinne ab und setzt sich dann nach rechts und links in die von den beiden Ringfalten des Flimmerbogens gebildete Ringfurche fort (vgl. Textfigur 67, *C* und *D*); hinten vereinigen sich die beiden Wandungen der Epibranchialrinne, und das Dorsalband erscheint einheitlich.

Die Form der Epibranchialrinne ist nicht überall die gleiche. Bei *Phallusia mammillata* stellt sie im Allgemeinen einen in der Medianebene verlaufenden Spalt dar, dessen Weite an den verschiedenen Stellen allerdings nicht unerhebliche Verschiedenheiten aufweisen kann. Bei *Ascidia mentula* ist nach Julin der basale Theil der Rinne so beträchtlich aus der Medianebene herausgerückt, dass das Organ im Querschnitt fast halbkreisförmig erscheint (Fig. 20, Taf. XIX). Ich sah dagegen die Epibranchialrinne bei der gleichen Art in nicht unerheblicher Weise verschieden. Namentlich im hinteren Abschnitt rückt sie völlig auf die rechte Seite des Dorsalbandes und mündet, im Gegensatze zu Julin's Angaben, mit mächtig verbreiterten Rändern in den Kiemendarm. Vorn und hinten ist sie etwas verschieden geformt, was übrigens auch bei fast allen anderen durch eine Epibranchialrinne ausgezeichneten Arten vorkommt. Demnach scheinen bei *Ascidia mentula* ziemlich auffallende individuelle Verschiedenheiten zu bestehen, und das Gleiche gilt vielleicht für die meisten Ascidien, bei denen die Verschiedenheiten sich namentlich in mehr oder minder weitgehenden Faltungen einer oder auch beider Wandungen der Epibranchialrinne äussern. Es können entweder nur einfache oder gegabelte und sogar krausenartige Aussackungen

auftreten und eine sehr erhebliche Vergrösserung der Epithelfläche herbeiführen (Textfigur 67, *B*).

Fig. 67.



Querschnitte durch die Epibranchialrinne einer *Phallusia mammillata*. *A* = Schnitt durch den vorderen Theil $^{85}/_{1}$; *B* = Schnitt durch die Mitte $^{85}/_{1}$; *C* = Schnitt durch das vorderste Ende $^{85}/_{1}$; *D* = Schnitt durch die vordere Mündung der Rinne $^{85}/_{1}$; *E* = Stück aus dem Epithel bei stärkerer Vergrösserung $^{1000}/_{1}$. Nur die gelben Zellen sind im Mesenchym eingezeichnet. *bb* = Blutbahn; *bg* = Bindegewebe; *df* = Dorsalfalte; *en* = Entoderm; *ep* = Epibranchialrinne; *gz* = gelbe Zellen; *ks* = Kiemenspalten; *pz* = Protozoen; *sch* = Schleim; *schz* = Schleimzellen.

Begrenzt wird die Epibranchialrinne von einem durchaus einschichtigen Flimmerepithel, das mir überall dem Epithel des Flimmerbogens im Wesentlichen zu gleichen schien. Ich fand daher bei

Phallusia mammillata auch sofort neben den indifferenten Flimmerzellen typische Drüsenzellen. Im hinteren Abschnitt dürften diese etwas spärlicher vorkommen wie im vorderen, aber auch hier wird man zumeist länger suchen müssen, um sie so dicht neben einander anzutreffen, wie es in Textfigur 67 *E* gezeichnet ist.

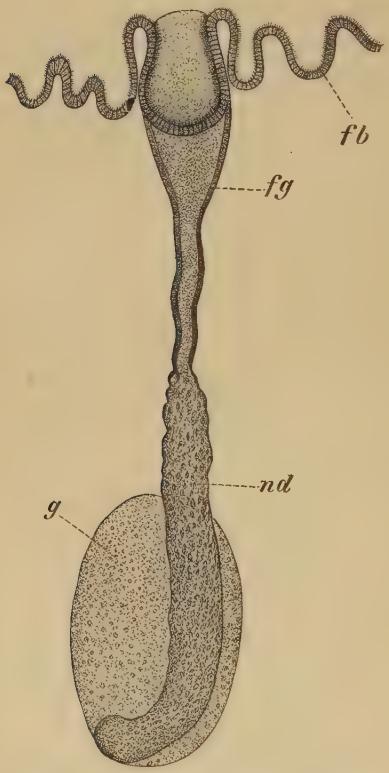
Diese histologische Beschaffenheit gestattet ohne Weiteres, einen Schluss auf die physiologische Bedeutung der Epibranchialrinne zu ziehen. Die Drüsenzellen sind Schleimzellen, deren Secret in die Rinne gelangt. Im hinteren Abschnitt lassen sich bei *Phallusia mammillata* zumeist nur sehr spärliche, selten grössere Secretmengen in der Rinne nachweisen, weiter vorn fand ich stets beträchtlichere Schleimmassen, die einzellige Algen und andere Nahrungskörper enthielten (Textfigur 67 *C*). Die von den Epibranchialwandungen abgeschiedenen Secrete fliessen daher in Folge der Thätigkeit der Flimmerzellen nach vorn zu, um dort, wo die Rinne sich ganz abflacht (Textfigur 67 *D*), mit den vom Endostyl und den seitlichen Theilen des Flimmerbogens stammenden Schleimmassen sich zu vereinigen und seitlich von der Dorsalfalte nach hinten zu strömen (vgl. hier auch Textfigur 75 auf p. 358). Da ich Algenzellen und andere einzellige Organismen, die im vorderen Epibranchialtheil im Schleim eingeschlossen waren, zum Theil bereits verändert sah, scheint es mir nahe zu liegen, anzunehmen, dass die Secrete auch für die Verdauung nicht ohne Bedeutung sind. Die Epibranchialrinne hätte demnach die Aufgabe, die secretorische Fläche zu vergrössern, sie stellt ein drüsiges Organ dar, in dem allerdings die Drüsenzellen selbst verhältnissmässig recht spärlich vertheilt sind. Es ist daher durchaus nicht auffallend, dass Julin (1881) zwar den Schleim im Lumen der Epibranchialrinne, nicht aber die Drüsenzellen in den Wandungen bemerkte.

Sowie Julin habe auch ich niemals die Epibranchialrinne über die gesammte Dorsalseite des Kiemendarms sich ausdehnen sehen, sondern stets war sie auf den vorderen Theil der Dorsalfalte beschränkt. Nach Kupffer (1872) soll dagegen bei *Molgula ampulloides* V. Ben. und *Eugyra arenosa* Ald. und Hanc. eine durch die ganze Länge sich erstreckende, von zwei „Leitfalten“ begrenzte „Leitfurche“ vorkommen; bei beiden Arten soll die rechte Leitfalte stärker entwickelt sein als die linke. Es liegt die Annahme nahe, dass diese Leitfurche lediglich eine besonders stark verlängerte Epibranchialrinne darstellt, obwohl sich das aus den vorliegenden Darstellungen mit Bestimmtheit nicht entnehmen lässt und es ebenso gut der Fall sein könnte, dass es sich hierbei um eine ganz verschiedene Bildung handelt. Den Angaben Kupffer's widersprechen übrigens spätere Darstellungen; es fehlte mir aber das Material, um eine Untersuchung dieser Verhältnisse vorzunehmen und die Frage zu entscheiden.

Der **Verlauf** des Flimmerbogens, sowohl des einfachen als auch des aus zwei Ringfalten sich zusammensetzenden Organs, kann normaler Weise als kreisförmig oder kreisähnlich bezeichnet werden, und zwar

steht die Ebene dieses Kreises mehr oder minder genau senkrecht auf der Längsaxe des Thieres. Sehr häufig aber krümmen sich die beiden Bogenschenkel auf der dorsalen Seite mehr oder minder stark nach hinten zu, bevor sie sich mit einander in der Medianebene vereinigen, und bilden auf diese Weise ein dreieckiges Dorsalfeld, in welchem die Flimmergrube liegt. Eine solche, oft sehr spitzwinklige Vereinigung*) der beiden rechts und links gelegenen Flimmerbogenhälften begegnet man bei sehr zahlreichen Arten einfacher und zusammengesetzter Ascidien (Textfig. 69). Doch erscheint die Winkelgrösse keineswegs als ein constantes Speciesmerkmal, sondern schwankt, wie besonders Van Beneden und Julin (1884) für *Molgula ampulloides* betont haben, bei verschiedenen Individuen oft sehr erheblich.

Fig. 68.



Dorsaltheil des Flimmerbogens, Ganglion, Neuraldrüse und Flimmergrubenfeld von *Coelocormus Huxleyi* Herd. (Nach Herdman.) $^{950}/_{1}$. *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *nd* = Neuraldrüse.

In zahlreicheren Fällen, bei Monascidien (*Molgula Forbesi*, *Ascopera gigantea*, *Culeolus perlucidus* und anderen) und Synascidien (*Coelocormus Huxleyi*) bilden die Schenkel des Flimmerbogens nicht einfache glatte Bogen, sondern erweisen sich in mehr oder minder complicirter Weise schlangenförmig gewunden (Textfigur 68). Dabei ist aber zu beachten, dass, wie ich bei *Cynthia* beobachtete, derartige Windungen auch lediglich durch starke Contractionen des gesammten Körpers an solchen Flimmerbogen hervorgerufen werden können, die im lebenden und ausgestreckten Zustand glatt verlaufen. Wo also nur conservirte Thiere mit fest geschlossenen Siphonen zur Untersuchung vorlagen, wie es in den oben angeführten Beispielen zumeist der Fall gewesen zu sein scheint, können die Angaben über einen schlangenförmig gewundenen Flimmerbogenverlauf noch nicht überall für sicher erwiesen angesehen werden.

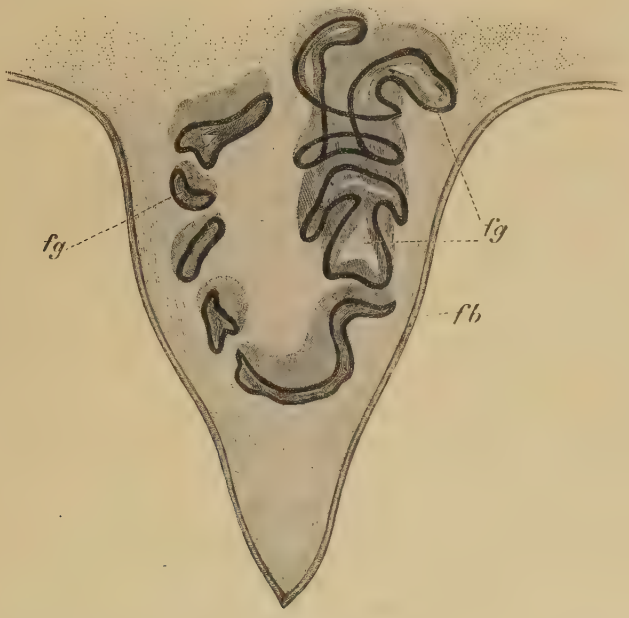
Die Windungen können in allen Theilen des Flimmerbogens vorkommen, oder nur auf einen bestimmten Abschnitt beschränkt sein. In

*) Bei *Ascidia sabulosa* Sluit. verlaufen die Flimmerbogenschenkel dorsal sehr weit nach hinten und vereinigen sich erst weit hinter der Flimmergrube; ihre Annäherung erfolgt nur so allmählich, dass, wie sich aus Sluiter's Abbildung entnehmen lässt, der hintere Winkel des von ihnen begrenzten dreieckigen Feldes weniger als 10° beträgt.

der Regel ist dann der dorsale Abschnitt geschlängelt, der ventrale gerade gestreckt (*Ascidia compta* Sluiter).

Die physiologische Bedeutung des Flimmerbogens ist im Wesentlichen überall, auf welcher Ausbildungsstufe das Organ auch stehen mag, die gleiche wie bei den Appendicularien. Seine wichtigste Aufgabe besteht darin, die aus dem Vorderende des Endostyls austretenden Schleimmassen aufzufangen und durch die Thätigkeit seiner Wimpern nach der Dorsalseite des Thieres zu befördern, so dass im Vordertheil des Kiemendarms

Fig. 69.



Dorsaltheil des Flimmerbogens und Flimmergrube von *Cynthia irregularis* Herd. (Nach Herdman) $^{50}/_{1}$. *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube.

stets ein Schleimkranz sich bewegt, in welchem die mit dem Athmungswasser eingeführten, zur Ernährung der Ascidie geeigneten kleinen Organismen festgehalten werden. Die Ausbildung einer vorderen Ringfalte schafft eine Rinne, die eine bessere Bahn für die fortzubewegenden Schleimmengen darstellt und gleichzeitig eine stärkere Ansammlung des Secrets gestattet. In den erwähnten Fällen, in denen auch Drüsenzellen im Flimmerbogen vorkommen, hat das Organ überdies noch die Fähigkeit, Schleim abzusondern. Dieser dürfte von dem Secret des Endostyls kaum verschieden sein und also auch die nämliche Bedeutung beim Fang der Nahrung haben. Von Wichtigkeit scheint aber diese secretorische Thätigkeit des Flimmerbogens nur bei *Phallusia mammillata* zu sein, wo die Drüsenzellen zahlreich genug auftreten, um beträchtlichere Schleimmassen absondern zu können. Die wenigen Drüsenzellen, die bei anderen Formen

im Flimmerbogen sich finden, vermögen nur so wenig Schleim zu secerniren, dass diese Menge gegenüber den vom Endostyl gelieferten Massen kaum in Betracht kommt.

3. Der Endostyl.

Der an der Bauchseite des Kiemendarmes verlaufende Endostyl ist schon Cuvier und Savigny bekannt gewesen, doch wird seine Lage, im Zusammenhang mit der umgekehrten Orientirung des Ascidienkörpers, als dorsale bezeichnet und das Organ sillon dorsal genannt. Als es sich später zeigte, dass die Region, an welcher der Endostyl verläuft, nicht die Rückenseite ist, musste der Name nothwendiger Weise geändert werden. Lacaze-Duthiers, der die Bauchseite nach vorn (avant) kehrt (vgl. oben p. 169), nennt den Endostyl raphé antérieur, andere Forscher bezeichnen ihn richtiger als raphé oder sillon ventral, wie auch von deutschen Forschern schon längst die Ausdrücke Bauchfurche, Bauchrinne, Bauchfalten*) und ähnliche mehr gebraucht wurden. Mehr eingebürgert haben sich noch die Namen Hypobranchialrinne, Hypobranchialfurche oder Hypobranchialfalten (gouttière hypobranchiale, hypobranchial groove). Die Bezeichnung Endostyl hat Huxley (1851) zunächst für Salpen und Pyrosomen eingeführt, allerdings auf Grund einer irrthümlichen Auffassung über den Bau des Organs.

Der Bau. Der Endostyl stellt im Wesentlichen eine rinnenförmige Ausstülpung des ventralen Medianstreifens des Kiemendarmes dar und zeichnet sich durch eine höchst eigenartige histologische Differenzirung seiner Wandungen aus. Ohne auf den feineren Bau einzugehen hatten ihn schon Savigny und Cuvier als einfache Längsspalte oder hohle Falte des inneren Mantels beschrieben, und die Darstellung Siebold's (1848) ist im Wesentlichen ganz zutreffend, wenn sie den Endostyl als einen Halbcanal oder eine Rinne bezeichnet. „Dieser Halbcanal", heisst es weiter, „besteht nämlich aus zwei schmalen Falten, welche unterhalb des an der inneren Wand der Mundröhre angebrachten Tentakelkranzes ihren Ursprung nehmen, längs der äusseren grossen Curvatur der Athemhöhle herablaufen und sich vom Grunde derselben bogenförmig nach der entgegengesetzen Seite hinaufbegeben, um hier nach kürzerem Verlaufe dicht unter der Mundöffnung zu endigen." Der Irrthum, der in dieser Schilderung steckt, besteht nur darin, dass das Flimmerband der Hinterwand des Kiemendarmes, das Retropharyngealband, ohne Weiteres als das Hinterende des Endostyls angesehen wird. Siebold glaubt, dass — wenigstens bei Salpen — die Rinne „vielleicht durch das Aneinanderlegen ihrer freien Ränder sich beliebig in eine Röhre verwandeln" könne und

*) Allerdings wurden diese Namen früher vielfach nur für den Dorsaltheil des Endostyls verwendet, den man von dem ventralen irrthümlicher Weise vollständig abgetrennt sein liess.

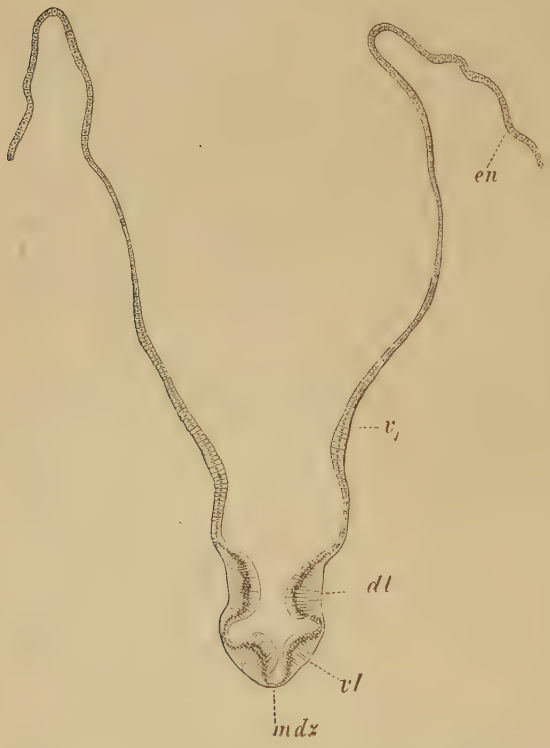
dass die Falten der Rinne mit einem Flimmerepithelium versehen seien. Dieser Schilderung gegenüber bezeichnet die spätere Darstellung Huxley's einen entschiedenen Rückschritt. Est ist gewiss kein gewöhnliches Vorkommen, wenn eine Reihe ausgezeichneter Forscher bei Anwendung vollkommenerer Untersuchungsmethoden und besserer optischer Hilfsmittel die richtigen Befunde der älteren Beobachter nicht nur nicht zu bestätigen vermag, sondern sogar die bereits zur allgemeineren Anerkennung gelangte richtige Erkenntniss durch einen Irrthum verdrängt. Das, was sich im Kiemendarm der Tunicaten den älteren Beobachtern als einfache Faltung darstellte, glaubte Huxley (1851) als ein complicirter gebautes Organ in Anspruch nehmen zu müssen, und Leuckart und andere sind ihm hierin gefolgt. Die Bauchfalten, die Huxley als Epipharyngealfalte bezeichnet, sollten darnach nur den vollkommen abgetrennten dorsalen Theil des Organs darstellen, während ventral ein besonderes stabförmiges Gebilde, das Endostyl genannt wurde, verlaufen sollte. Dieser Endostyl Huxley's ist aber kein isolirtes Röhrenorgan, sondern nur der ventrale Boden der offenen Rinne. Es vergingen mehr als 20 Jahre, bevor der durch Huxley eingeführte Irrthum beseitigt wurde. Besonders haben sich R. Hertwig, Fol und Lacaze-Duthiers um die Erforschung des Endostylbaues verdient gemacht.

a) Der einfachste Bau, den der Endostyl bei den Ascidien aufweist, erhebt sich recht erheblich über das höchste Stadium, bis zu welchem sich dasselbe Organ bei den Appendicularien entwickelt (vgl. oben p. 113). Zwar findet man bei der Durchmusterung der Abbildungen bei älteren und neueren Autoren Querschnitte durch Endostyle besonders von Synascidien in einer solchen Weise gezeichnet, dass die betreffenden Organe einen sehr einfachen, nur sehr wenig über das Appendicularien-Stadium sich erhebenden Bau aufweisen müssten. Obwohl das Vorkommen solcher einfacher Endostylformen bei den Ascidien a priori durchaus nicht unwahrscheinlich ist und dieser Nachweis nur höchst willkommen sein könnte, habe ich doch Bedenken getragen, jene Angaben hier zu verwerthen und solche primitive Stadien besonders anzuführen. Denn es schien mir, und in ein und dem anderen Fall habe ich mich durch Nachuntersuchung direct davon überzeugen können, dass alle jene Darstellungen einfach gebauter Endostyle auf die Untersuchung mangelhaft conservirten Materials oder noch jugendlicher unentwickelter Formen zurückzuführen sind.

Wenn auch augenblicklich die vergleichend anatomische Betrachtung der vollständig entwickelten Formen unmittelbar an das Appendicularienstadium anschliessende Ausbildungsstufen des Endostyls uns nicht kennen lehrt, so thut dies doch die ontogenetische Entwicklung. Sowohl in jüngeren Knospen als in Larven findet man die Endostylanlage als eine einfache aus zwei Hälften zusammengesetzte rinnenförmige Verdickung des medianen ventralen Kiemendarmepithels. Die Cylinderzellen sind ansehnlich hoch und gehen jederseits dorsalwärts allmählich in das

Plattenepithel des Kiemendarmes über (Fig. 9, Taf. XVIII). Auf einem älteren Stadium erscheint jede Endostylhälfte in zwei Partien gesondert: in eine dorsale und eine ventrale. Die letztere vereinigt die drei sich erst später differenzirenden Theile: die beiden Drüsenzellstreifen der mittleren und ventralen Zone sowie den zwischen diesen beiden sich ausbreitenden seitlichen ventralen Flimmerstreifen. In der Medianebene werden beide Hälften des Endostyls durch den schmalen noch in Ausbildung begriffenen Medianstreifen verbunden, und an den Dorsalrändern der Falte, wo diese in das Kiemendarmepithel sich umschlägt, beginnt sich jederseits der dorsale Flimmerstreifen zu differenziren. Ich möchte glauben, dass auf dieser Ausbildungsstufe der Endostyl der *Molgula gigantea* Cunn. verharrt, ohne sich weiter zu entwickeln, wenn nämlich die Abbildung, die Herdman von einem Querschnitte durch das Organ giebt, in allen Theilen correct ist. Eine Copie habe ich als Textfigur 70 hergesetzt. Man bemerkt im basalen Theil des Endostyls jederseits nur zwei stärker vorspringende Lippen, von denen ich die obere (*dl*) dem Dorsalstreifen, die untere (*vl*) der noch nicht aufgelösten Anlage für die drüsigen mittleren und ventralen Seitenstreifen homologisiren möchte. Die dorsalen Verdickungen des Epithels (*v*), die Herdman ebenfalls als Endostyllippen bezeichnet, scheinen mir in der Form und im histologischen Bau von den dorsalen Seitenstreifen aller anderen Ascidien so wesentlich verschieden, dass ich sie mit diesen nicht vergleichen kann.

Fig. 70.

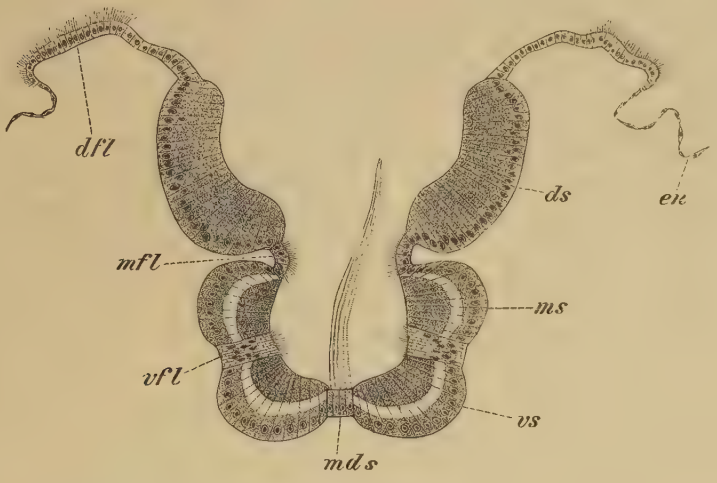


Querschnitt durch den Endostyl von *Molgula gigantea* Cunn. (Nach Herdman.) Mittelstarke Vergrösserung. *en* = Entoderm des Kiemendarmes; *dl* = Dorsallippe; *vl* = Ventrallippe des Endostyls; v_1 = verdickte Epithelregion; *mdz* = Medianzone.

b) Im Endostyl aller anderen bisher eingehender untersuchten Ascidien lassen sich jederseits drei Drüsenzonen und ebenso viele Flimmerstreifen und endlich ein unpaarer medianer Streifen von Geisselzellen

unterscheiden (vgl. Textfigur 71). Die dorsalen Flimmerstreifen liegen rechts und links vom Eingang in die Endostylrinne, dort, wo das Kiemendarmepithel sich zum Endostyl ausstülpt. Vorn setzen sie sich jederseits in den Flimmerbogen fort, hinten gehen sie in das Flimmerband (Retropharyngealband) der hinteren Kiemendarmwand über. Die Streifen zeigen eine sehr verschiedene Breite und bestehen aus einer Schicht ziemlich lange Flimmern tragender Cylinderzellen, die, unter Verlust der Bewimperung sich abflachend, allmählich in das Plattenepithel des Kiemendarmes übergehen. Medianwärts folgt auf die Flimmerstreifen

Fig. 71.



Halbschematischer Querschnitt durch den Endostyl von *Clavelina lepadiformis* $^{396}/_{1}$.
ds = dorsaler, *ms* = mittlerer, *vs* = ventraler drüsiger Seitenstreifen; *dfl* = dorsaler, *mfl* = mittlerer, *vfl* = ventraler seitlicher Flimmerstreifen; *en* = Entodermepithel des Kiemendarmes; *mds* = Medianstreifen.

eine längere oder kürzere Zone wimperloses Epithel. Dieses ist in der Regel feiner als in den Flimmerstreifen, zuweilen nur ein Plattenepithel, manchmal aber auch von der gleichen Dicke wie in den dorsalen Streifen und dann zumeist aus Cylinderzellen gebildet. Uebrigens ist die histologische Beschaffenheit nicht an allen Stellen die gleiche, sie wechselt besonders da, wo die Ausdehnung dieser Zone eine verhältnissmässig grosse ist (*Cynthia papillosa*), und fast überall findet man die ventralen Theile dieses Epithels mehr oder minder stark verdickt. Ziemlich unvermittelt schliessen sich an diese Zone die dorsalen Seitenstreifen an, die überall (?) secretorische Function auszuüben scheinen. Auch hier ist das Epithel einschichtig, doch ausserordentlich stark verdickt; am häufigsten erscheint es im Durchschnitt wurst- oder bohnenförmig oder in ähnlicher Weise gestaltet, immer mit der stärker

convex gekrümmten Fläche gegen die primäre Leibeshöhle gekehrt, gegen das Endostyllumen zu häufig concav gebogen. In Folge dieser Krümmung sind die einzelnen Zellen vorwiegend pyramidenähnlich gestaltet; die Kerne liegen in den verbreiterten, der Leibeshöhle zugekehrten Enden, doch da, wo die Zellen dicht an einander gepresst und stabähnlich dünn sind, nicht überall in den gleichen Höhen (Fig. 10, Taf. XVIII). Eine Wimperbekleidung dürfte überall fehlen; meines Wissens ist sie in neuerer Zeit nur von Roule (1884) für *Ciona intestinalis* beschrieben worden, doch konnte ich sie bei der nämlichen Form nicht nachweisen. Form, Grösse und feinerer Bau der einzelnen Elemente zeigen bei den verschiedenen Arten nicht unerhebliche Unterschiede, und auch die Bedeutung als Drüsenzellen ist noch durchaus nicht überall festgestellt.

Von diesen dorsalen Drüsenstreifen durch eine meist nur wenige Zellen breite, aus cubischen oder cylindrischen Elementen gebildete Flimmerzone, den mittleren Flimmerstreifen, geschieden, breitet sich auf jeder Seite des Rinnenbodens eine umfangreiche, erst in späteren ontogenetischen Stadien in einzelne Partien sich sondernde Drüsenzellenregion aus. Stets kann man im vollständig entwickelten Endostyl jederseits einen mittleren und einen ventralen drüsigen Streifen unterscheiden, die durch eine Flimmern tragende Zwischenzone, den ventralen seitlichen Flimmerstreifen, verbunden werden. Die Sonderung in diese beiden Drüsenstreifen und den ventralen Flimmerstreifen erweist sich bei den verschiedenen Formen verschieden weit vorgeschritten, so dass auf Grund dieser Verschiedenheiten der hier unter b) besprochene Bautypus des Endostyls in mehrere eine phylogenetische Entwicklungsreihe bildende Untertypen sich auflösen lässt.

Im einfachsten Fall, der unter den Synascidien (*Fragaroides aurantiacum* nach Maurice) vorkommt, sind der ventrale und mittlere seitliche Drüsenstreifen einander fast völlig gleich und auch vom dorsalen kaum merklich verschieden. Sie bestehen alle aus einer Schicht ziemlich grosser keilförmiger Zellen, die auf den Durchschnitten durch das Organ in fächerförmiger Anordnung erscheinen, die Spitzen sind gegen das Endostyllumen gerichtet. Die ventralen seitlichen Flimmerstreifen setzen sich aus zahlreichen stäbchenförmigen Zellen zusammen, die fast die gleiche Länge haben wie die benachbarten Zellen der drüsigen Streifen; sie führen ihre Kerne in wechselnden Höhen. Gegen das Lumen des Endostyls zu sind sie bewimpert, und vielleicht trägt jede Zelle nur eine Wimper.

Ein weiter vorgeschrittenes Stadium der Differenzirung bezeichnet es, wenn die ventralen und mittleren Drüsenstreifen zwar einander noch gleichen, aber von den dorsalen sowohl in der Gestalt wie im feineren histologischen Verhalten sich mehr oder minder auffallend unterscheiden (vgl. für *Botryllus violaceus* Fig. 8, Taf. XVIII).

Weiterhin endlich sehen wir Mittel- und Ventralstreifen in verschiedener Weise sich ausbilden. Beide bestehen zwar aus sehr ähnlichen meist

keulenförmigen Zellen, deren Plasma in der Regel mehrere durch verschiedene Färbbarkeit ausgezeichnete Querzonen erkennen lässt (Fig. 11, Taf. XVIII), unterscheiden sich aber durch die Zahl und Grösse ihrer Elemente und zuweilen auch durch ihre Gesammtform nicht unerheblich von einander. Wie mir scheint, wird diese Verschiedenheit der beiden Drüsenstreifen immer begleitet von einer Umformung des sie verbindenden ventralen seitlichen Flimmerstreifens, denn ich fand ihn nicht mehr aus langen Stäbchenzellen, sondern aus erheblich kürzeren cylindrischen Flimmerzellen gebildet (vgl. Fig. 10, Taf. XVIII). Ich traf diesen complicirten Endostylbau bei grossen, völlig erwachsenen Individuen der *Ciona intestinalis* an, während ich in kleineren, wenngleich schon geschlechtsreifen Thieren immer nur das vorhergehende Stadium sah, in welchem die beiden benachbarten noch gleichartigeren Drüsenzellenregionen durch die stäbchenförmigen Zellen der ventralen Flimmerstreifen inniger verbunden sind. In dieser letzteren Form zeichnen auch Roule (1884) und Dohrn (1885) die Querschnitte durch den Endostyl der *Ciona*, und es möchte demnach fast scheinen, als ob hier die am höchsten differenzirte Endform nicht überall im Alter erreicht würde, sondern nur gelegentlich als eine individuelle Variation aufträte.

Als ein letzter niemals fehlender Theil des Endostyls ist schliesslich der mediane Geisselzellstreifen zu nennen, jene am Grunde der Rinne gelegene und beide Hälften verbindende Zone. Sie ist immer nur sehr schmal, zwei oder wenig mehr Zellen breit. Diese sind meist ziemlich klein, prismatisch oder selbst stäbchenähnlich geformt und tragen je eine mächtige Geissel, die den Zellkörper um ein Vielfaches an Länge übertrifft und zuweilen, die ganze Höhe des Endostyls überschreitend, in das eigentliche Kiemendarmlumen hineinragt. Bei *Ciona intestinalis* zeigt der Medianstreifen in sofern eine complicirtere Ausbildung, als seine lateralen Zellen sich unter Veränderung ihrer Gestalt theilweise über die benachbarten ventralen Drüsenstreifen hinwegschieben und diese von innen überdecken (Fig. 10, Taf. XVIII). Die Geisseln erreichen nach Roule zuweilen eine Länge von reichlich 2 mm. —

Der hier geschilderte Bau des Endostyls erfährt nur an dessen beiden äussersten Enden eine Veränderung. Sowohl vorn wie hinten schliesst sich nämlich die Rinne, und der Endostyl zieht sich in je einen zipfelförmigen Blindsack aus. In diese Blindsäcke setzen sich die dorsalen Flimmerstreifen nicht fort, denn vorn weichen sie, wo die Rinne sich schliesst, aus einander, um in den Flimmerbogen überzugehen, und hinten vereinigen sie sich oft dorsalwärts vom Blindsack zu einem hinteren Flimmerband*). Beide Blindsäcke bestehen also fast ausschliesslich aus den Drüsenstreifen der Endostylwand, doch kann deren histologische Beschaffenheit in diesen Endtheilen eine recht auffallende Veränderung

*) Dieses Flimmerband wird als „Retropharyngealband“ im fünften Abschnitte dieses Kapitels eingehend beschrieben werden. Lacaze-Duthiers anerkennt es nicht als eine besondere Bildung, sondern fasst es lediglich als den Hintertheil des Endostyls auf.

erfahren. Der hintere Blindsack ist oft nur ausserordentlich kurz, bei mässigen Vergrösserungen an Totalpräparaten zuweilen gar nicht wahrnehmbar. In vielen Fällen aber zieht er sich in eine Röhre von ziemlich ansehnlicher Länge aus und ragt zapfenförmig weit in die hintere Leibeshöhle hinein (*Ciona intestinalis, Cynthia arctica* und viele andere). Der vordere Sack wurde schon von Savigny bei zahlreichen Ascidien beobachtet und als „tubercule postérieur" beschrieben; seine wahre Bedeutung aber blieb zunächst unaufgeklärt. Delle Chiaje und weit später noch Giard hatten ihn als ein nervöses Organ in Anspruch genommen.

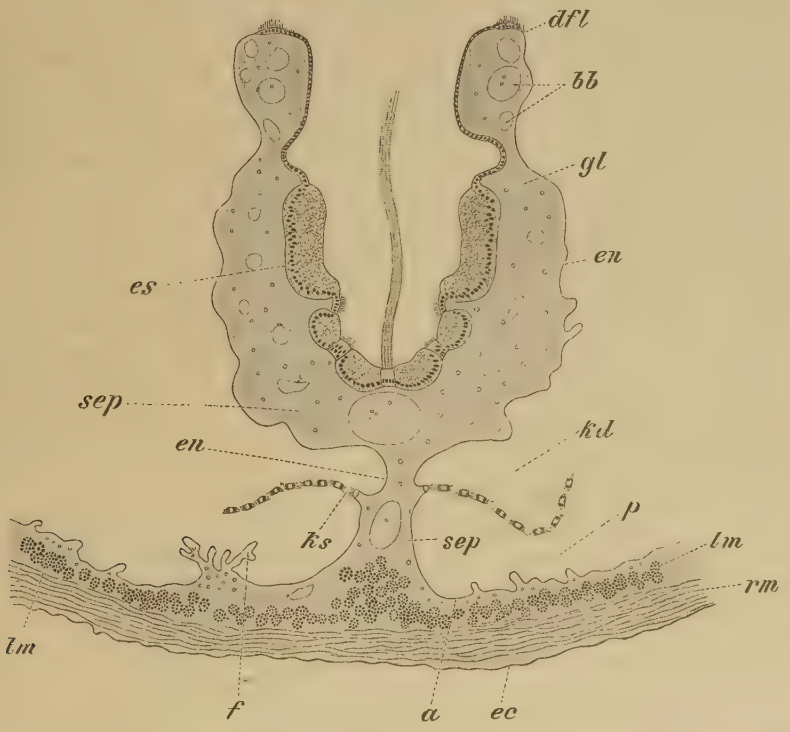
Ein sehr eigenthümliches Verhalten des vorderen Endostylabschnitts findet sich bei *Ascidia bifissa* Sluiter. Es hat zur Speciesbezeichnung Veranlassung gegeben, weil hier das Organ nicht als ein einfacher kurzer Blindsack, sondern gabelig gespalten erscheint.

Der Verlauf des Endostyls ist im Allgemeinen dadurch fest bestimmt, dass das Organ sich aus der ventralen Medianzone des Kiemendarmepithels entwickelt. Fast immer ist der Endostyl innerhalb der Medianebene mehr oder minder stark bogenförmig gekrümmt und zwar stets in der Weise, dass die convexe Seite ventral, die concave dorsal liegt. Zuweilen findet sich auch statt einer regelmässigen Bogenkrümmung eine knieförmige Knickung, die in vereinzelten Fällen (*Chondrostachys Macdonaldi*, *Polyclinum insulum* Sluiter) so beträchtlich ist, dass ein spitzer Winkel gebildet wird. Doch erscheint es hier, sowie bei anderen Formen, welche mit geknicktem Endostyl abgebildet worden sind, zweifelhaft, ob nicht diese Krümmungen lediglich eine Folge ungenügender Conservirung und starker Leibescontraction sind und ob sie im lebenden ausgestreckten Thier überhaupt vorkommen. Derartige Bedenken gelten mit Recht auch gegenüber einigen von den Angaben, die den Endostyl einen geschlängelten, rechts und links in Bogen hervortretenden Verlauf nehmen lassen. Bei kleineren durchsichtigen Ascidien (*Clavelina*) kann man sich davon leicht überzeugen, wie der Endostyl bei starken Contractionen der Leibesmusculatur sich in derartige Falten legt, während er im ausgestreckten Zustand genau in der Medianebene verläuft, ohne Windungen aufzuweisen. Doch giebt es unter einfachen und zusammengesetzten Ascidien zahlreiche Arten, deren Endostyl auch im völlig ausgestreckten Thier einen mehr oder minder stark geschlängelten Verlauf zeigt (mehrere *Distoma*, *Psammaplidium, Aplidium*, *Leptoclinum* und viele andere). Zuweilen erstreckt sich die Schlängelung nicht gleichmässig über den ganzen Endostyl, sondern tritt nur an einem Theile auf, sei es im vorderen (*Styela rustica* L., *St. aggregata* Rathke, *Amaroucium astracoides* Sluit.) oder im hinteren (*Amaroucium simplex* Sluit.). Bei zahlreichen anderen Arten der hier genannten Gattungen verläuft der Endostyl gerade gestreckt, so dass die Form des Endostyls höchstens als Artmerkmal in Betracht kommt.

Auch in anderen Beziehungen verhält sich der Endostyl nicht überall

auf seinem ganzen Verlauf gleichartig. So kommt es z. B. häufiger vor, dass der hintere Abschnitt sich allmählich verjüngt und beträchtlich zarter und dünner wird als der vordere. Besonders auffallend ist dieser Unterschied im hinteren, im spitzen Winkel umgeknickten Endostyltheil von *Polyclinum insulum*.

Fig. 72.



Querschnitt durch die mediane Ventralregion von *Cynthia papillosa* $^{50}/_{1}$. (Der äussere Cellulosemantel ist weggelassen.)
a = äusseres Epithel des Peribranchialraumes; *bb* = Blutbahnen; *dfl* = dorsale Flimmerstreifen des Endostyls; *ec* = ektodermales Hautepithel; *en* = Entodermepithel des Kiemendarmes; *es* = Endostyl; *f* = Faltungen der Peribranchialwand, sog. Endocarps; *gl* = Gallerte der Leibeshöhle; *kd* = Kiemendarmhöhle; *ks* = Kiemenspalten; *lm* = Längsmuskeln; *p* = Peribranchialraum; *rm* = Ringmusculatur; *sep* = ventrales Bindegewebsseptum mit Blutbahnen.

Bei *Dendrodoa Kükenthali* Hartmeyer ist der vordere Endostylabschnitt nicht nur gefaltet, sondern die freien Ränder verkleben hier so fest mit einander, dass ein geschlossener Canal gebildet wird, während hinten eine breite niedrige Rinne bestehen bleibt.

Da der Endostyl als eine rinnenförmige Ausstülpung des medianen ventralen Kiemendarmepithels sich bildet, ist er von aussen her von der die Leibeshöhle erfüllenden Gallerte und von dem in ihr enthaltenen Mesenchymgewebe umschlossen. Vom ektodermalen Hautepithel ist sein

ventraler Boden überall durch eine weite und ausserdem zumeist noch durch eine Anzahl kleinerer Blutbahnen getrennt; bei den kleinen Synascidien liegt nur wenig, bei den grösseren Monascidien häufig sehr reichliches Binde- und Muskelgewebe zwischen Endostyl und Ektodermepithel. In vielen Fällen (*Cynthia*) erscheint der Endostyl innerhalb der Medianebene nach dem Rücken zu verschoben und von der Leibeswand beträchtlich weit abgerückt. Bedingt wird diese Verschiebung durch die Ausbildung eines ventralen gallertigen, zahlreiche Blutbahnen führenden Bindegewebsseptums, das median zwischen dem rechten und linken Peribranchialraum hindurch wächst, dorsalwärts sich ausbreitet und den Endostyl umgiebt und vor sich herschiebt. So wird durch das Septum eine grosse dorsalwärts gerichtete und tief in das Lumen vorspringende Faltung der ventralen Kiemendarmwand hervorgerufen, und der Endostyl erscheint in diese Falte hineingehängt, von dem umgebenden Kiemendarmepithel auf jeder Seite durch die Dorsaltheile des Bindegewebsseptums getrennt. Durch diese Faltung ist die ventrale Kiemendarmwand beträchtlich vergrössert; das ansehnliche Stück Entodermepithel, das auf jeder Seite das Septum bekleidet, ist natürlich nicht von Kiemenspalten durchbrochen, und die Dorsalränder des Endostyls sind daher von der eigentlichen Kiemenregion durch breite Zwischenzonen getrennt (vgl. hier Textfigur 72).

Die physiologische Bedeutung des Endostyls ist erst in neuerer Zeit klar erkannt worden, nachdem früher eine Reihe der widersprechendsten Auffassungen verbreitet war. Auf dem richtigen Wege, dass der Endostyl für die Nahrungsaufnahme von Wichtigkeit sei, war schon Siebold (1848), der ja auch den anatomischen Bau des Organs in seinen Hauptzügen bereits richtig erkannt hatte; er glaubte, dass durch die Flimmerbewegung der Endostylzellen „die bei den Athembewegungen mit dem Wasser in die Leibeshöhle gerathenen festen Nahrungsstoffe auf der Rinne nach der Mundöffnung*) geleitet werden", und fügt hinzu, „es entspricht diese Rinne wohl weniger einem offenen Oesophagus, als vielmehr einer Tentakelrinne, wie eine solche bei den Lamellibranchien auf beiden Seiten des Maules vorkommt."

Nachdem aber Huxley den Endostyl als einen hyalinen isolirten Stab beschrieben hatte, der ventral und ausserhalb des Kiemendarmes verlaufen sollte, konnte diesem Gebilde eine solche Function nicht mehr zukommen, sondern höchstens nur dem Dorsaltheil des wirklichen Endostyls, den man als selbständiges Organ betrachtete und früher Epipharyngeal- oder Bauchfalten nannte. Der stabförmige Endostyl wird denn daher auch bald ziemlich allgemein als ein Stützapparat für den Kiemendarm aufgefasst. Nur Leuckart (1854) vertrat, wenigstens für den Endostyl der Salpen, eine wesentlich verschiedene Auffassung, obwohl

*) Unter „Mundöffnung" ist hier der Eingang in den Oesophagus, unter „Leibeshöhle" die Kiemendarmhöhle zu verstehen.

er den anatomischen Bau des Organs in genau der gleichen Weise beschrieb wie Huxley. Den Bauchfalten ist er geneigt die von Siebold festgestellte Bedeutung zuzuerkennen, und er betrachtet diese Furchen als „die Analoga der sog. Labialpalpen oder Mundlappen bei den zweischaligen Muscheln". In dem röhrenförmigen Endostyl dagegen vermuthet er einen secretorischen Apparat, fügt aber selbst hinzu, dass er vergebens nach einem Absonderungsproducte in dessen Innenraume gesucht habe und dass andrerseits der Endostyl eine gewisse Aehnlichkeit mit der als Sinnesorgan zu deutenden Flimmergrube besitze, eine Aehnlichkeit, die aber doch vielleicht nicht ausreichend sei, um „beiderlei Gebilde derselben Organengruppe zuzurechnen".

Diese letztere von Leuckart nur angedeutete Möglichkeit, dass der Endostyl ein Sinnesorgan sein könne, hat später Richard Hertwig (1871) durch eine eingehendere Darstellung des anatomischen und histologischen Baues zu erweisen versucht, ohne allerdings im Stande zu sein, die Qualität des Sinnesorgans näher bestimmen zu können. Als damit verwandt darf auch die Ansicht Giard's, die übrigens vom Autor selbst bald aufgegeben wurde, bezeichnet werden, dass der Endostyl ein nervöses Organ sei, von welchem Nervenstränge ausgehen.

Die Erkenntniss der wahren Bedeutung des Endostyls verdanken wir Fol, der durch Fütterungsversuche lebender Appendicularien, Doliolum und anderer Tunicaten mit Carmin den Nachweis führen konnte, dass — wie schon Leuckart richtig vermuthet hatte — der Endostyl in der That ein secretorischer Apparat und zwar eine Schleimdrüse sei. Für die Nahrungsaufnahme hat das Organ bei Ascidien und allen anderen Tunicaten die gleiche Bedeutung, die oben (p. 114) bereits für die Appendicularien aus einander gesetzt wurde. Die vom Endostyl secernirten Schleimmassen werden durch die Geissel- und Flimmerbewegungen hauptsächlich nach vorn geführt, gelangen in den Bereich der Flimmerbogen, durch die sie zumeist nach dem Rücken zu getrieben werden; dort bewegen sie sich dann wieder nach hinten zu bis in den Oesophagus hinein. Eine verdauende Kraft scheint dieser Schleim sehr oft überhaupt nicht, in manchen Fällen aber wohl nur in schwächerem Maasse zu besitzen; seine Aufgabe ist also hauptsächlich die, die kleinen mit dem Athmungswasser eingetretenen Organismen festzuhalten und in den Verdauungstractus überzuführen.

Gegen diese Auffassung ist seither meines Wissens nur durch Roule (1884) Widerspruch erhoben worden. Der Endostyl soll kein secretorischer Apparat sein, sondern lediglich eine flimmernde Rinne darstellen, in welcher der von der Neuraldrüse abgesonderte durch die Bewimperung des Flimmerbogens weiter beförderte Schleim sich von vorn nach hinten zu bewegt. An den verschiedensten Stellen soll der Schleim wieder aus der Rinne austreten, auf die Seitenwandungen des Kiemenkorbes und füglich wieder auf dessen Rücken gelangen, um dort in den Oesophagus übergeführt zu werden (vgl. oben p. 317). Die oben

mitgetheilten Befunde des histologischen Baues des Endostyls sprechen aber durchaus nicht für eine derartige Anschauung. Eine völlig einwandfreie Widerlegung liesse sich wohl durch das Experiment gewinnen, da die grösseren Ascidien (*Ciona*) nach Exstirpation des Ganglions und der benachbarten Organe längere Zeit lebensfähig bleiben. Ist die Neuraldrüse wirklich das einzige Schleim bildende Organ, so würde sich das wohl unschwer feststellen lassen, und auch die Nahrungsaufnahme müsste, wenigstens bis zur eventuellen Regeneration der Drüse, in einer veränderten Weise erfolgen, wenn sie in dieser Periode überhaupt stattfindet.

4. Die Dorsalfalte.

So wie auf der ventralen Seite der Endostyl findet sich auf der dorsalen die Dorsalfalte als eine median verlaufende bandförmige Zone des Kiemendarmepithels, die von Kiemenspalten nicht durchbrochen wird und daher für die Athmung weniger grosse Bedeutung hat. Schon Savigny hat die Dorsalfalte beobachtet, er hat sie als einen Längssinus gedeutet und vaisseau antérieur genannt. Huxley nennt das Gebilde hypopharyngealband und führt, ebenso wie Leuckart, ganz richtig aus, dass nur dieser dorsale Theil und nicht der ganze Kiemenkorb der Ascidien dem Kiemenband der Salpen zu homologisiren sei. Seither ist dieses Organ vielfach und eingehender nachuntersucht worden und hat eine Menge neuer Namen erhalten, die alle noch in Gebrauch sind. Die deutschen Autoren verwenden ausser Dorsalfalte noch die Bezeichnungen Leitfalte, Dorsalband, die englischen ausser Huxley's Namen oral lamina oder oral band (Hancock), dorsal lamina (Herdman), die französischen gebrauchen raphé postérieur ou sillon vibratile postérieur (Lacaze-Duthiers, Fol), raphé dorsal (Julin).

Der Bau. Den Appendicularien fehlt noch eine besondere Dorsalfalte im Kiemendarm; sie wird vertreten einestheils von den Dorsaltheilen der rechten und linken Hälfte des Flimmerbogens, die der Medianebene nahe nach hinten zu verlaufen, füglich sich vereinigen und bis zum Oesophaguseingang erstrecken, anderentheils von dem zwischen diesen Abschnitten des Flimmerbogens liegenden Medianstreifen des Kiemendarmepithels. Die Dorsalfalte der Ascidien hat sich also aus dem Theil des Kiemendarmes entwickelt, der in der Classe der Appendicularien von dem dorsalen medianen Hinterende des Flimmerbogens*) gebildet und begrenzt wird, oder, anders ausgedrückt: der ursprüngliche Flimmerbogen der Appendicularien ähnlichen Vorfahrenform erscheint bei den Ascidien in die beiden zwar eng verbundenen, aber doch zumeist sehr verschieden

*) Die hinteren Theile der beiden Bogenhälften verhalten sich bei Appendicularien auch nach ihrer Vereinigung bis zum Eintritt in den Oesophagus fast stets so übereinstimmend mit den vorderen seitlichen und ventralen Abschnitten, dass es ungerechtfertigt wäre, das einheitliche Organ vorn und hinten mit verschiedenen Namen zu belegen.

gestalteten Theile, in Dorsalfalte und Flimmerbogen, aufgelöst. Die Herkunft dieser beiden Gebilde aus einem ursprünglich einheitlichen Organ erklärt es, dass über ihre Abgrenzung Unsicherheit bestehen kann. Dazu kommt noch, dass bei vielen Ascidien der dorsale Mediantheil des Flimmerbogens sich nach hinten zu in eine Rinne (Epibranchialrinne) auszieht, die der Lage im Bereiche der Kiemenspaltenregion zufolge durchaus dem Vorderabschnitt der Dorsalfalte anderer Species entspricht. Wie oben (p. 335) schon ausgeführt worden ist, wird diese Rinne gewöhnlich auch ganz der Dorsalfalte zugerechnet, obwohl sie vollständig vom Flimmerbogen umgrenzt wird, dessen rechter und linker Schenkel sich erst hinter ihr verbinden. Ich glaube nicht, dass diese Verhältnisse, wo sie gegenwärtig bei Ascidien vorkommen, direct aus einem Appendicularien ähnlichen Stadium sich hervorgebildet haben, sondern meine, dass es sich überall um eine secundär aufgetretene, allerdings in einer dem ursprünglichsten Verhalten ähnlichen Weise sich gestaltende Ausbreitung der Medianpartie des Flimmerbogens handeln möchte. Ich habe daher auch oben (p. 334) die Epibranchialrinne der verschiedenen Monascidien von einer ähnlichen schnabelförmigen Ausbuchtung des hinteren Flimmerbogens abgeleitet, wie sie bei *Ciona* vorkommt.

a) Im einfachsten Fall stellt sich die Dorsalfalte als eine durchaus glatte, mehr oder minder tief in die Kiemendarmhöhle vorspringende faltenartige Erhebung des medianen Entodermepithels dar. Sie kann etwas breiter, balkenartig oder seitlich stark comprimirt, leistenartig und selbst membranähnlich erscheinen und umschliesst dem entsprechend einen weiteren oder engeren Divertikel der primären Leibeshöhle, mehr oder minder reichliches Bindegewebe und weitere oder engere Blutbahnen. Ihre Wandungen sind überall ein einschichtiges Epithel, und die Zellen unterscheiden sich zumeist durch bedeutendere Grösse und besonders durch eine höhere prismatische Gestalt von den flacheren Elementen der benachbarten Kiemendarmregion. Wenn auch vielleicht nicht in seiner ganzen Ausdehnung, so scheint doch über weitere Strecken das Epithel der Dorsalfalte eine Flimmerbekleidung zu besitzen.

Diese einfache Form der Dorsalfalte scheint für alle Gattungen der Botrylliden (*Botryllus*, *Polycyclus*, *Botrylloides*, *Sarcobotrylloides*, *Symplegma*) und auch für Polystyeliden (*Goodsiria*, *Synstyela*, *Chorizocormus*) charakteristisch zu sein. Bei den letzteren erreicht sie zuweilen (*Goodsiria dura*) eine recht ansehnliche Höhe und beginnt an ihrem freien Ende sich spiralig einzurollen. —

An das Stadium der *Goodsiria* schliesst unmittelbar an die Stufe der Ausbildung, die die Dorsalfalte bei zahlreichen oder auch allen Species der Gattungen *Microcosmus*, *Styela*, *Pelonaea*, *Styelopsis*, *Polycarpa*, *Stolonica*, *Heterocarpa*, *Bathyoncus*; *Hypobythius*; *Ascopera*, *Eugyra* und manchen *Molgula* aufweist. Auch hier ist das Organ membranartig gestaltet in Folge der starken seitlichen Compression, die die Faltung erfährt. Die Wandungen sind zunächst überall gleichartig beschaffen und glatt,

entweder straff ausgespannt oder mehr oder minder stark wellenförmig nach rechts und links hin ausgebogen, so dass eine undulirende Membran entsteht. Der freie ventrale Rand ist in der Regel ganz glatt und höchstens mit sanft an- und absteigenden, sehr flachen bogenförmigen Erhebungen besetzt, die von den eigentlichen Rückenzapfen des folgenden Stadiums in der Gestalt sich sehr auffallend unterscheiden. Sehr häufig verläuft die Dorsalfalte nicht genau in der Median- oder in einer Paramedianebene, sondern sie krümmt sich in ihrem ventralen Theil nach der einen oder anderen (zumeist nach der rechten) Seite, so dass sie eine Rinne bildet und einen Theil der Kiemendarmhöhle unvollkommen abgrenzt (Fig. 16, Taf. XIX).

Zuweilen tritt im dorsalen Kiemendarm neben der eigentlichen Dorsalfalte und von ihr überdacht eine besondere rinnenförmige Vertiefung, die Dorsalrinne oder Dorsalfurche (gouttière dorsale Lacaze-Duthiers') auf, die von der oben (p. 332) beschriebenen Epibranchialrinne ganz verschieden ist, obgleich beide Gebilde zumeist von den Autoren*) nicht scharf aus einander gehalten werden. Die Epibranchialrinne verläuft, wo sie überhaupt vorkommt, nur im vorderen Theil der Dorsalfalte ziemlich genau in der Mittellinie und ist als eine Ausbuchtung der Flimmerrinne vom Flimmerbogen umgrenzt; die Dorsalfurche liegt stets ganz ausserhalb des Flimmerbogens, ist durch diesen auch immer von der Flimmerrinne getrennt, verläuft seitlich von der eigentlichen Dorsalfalte und erreicht zuweilen die gleiche Länge wie diese, indem sie sich über die ganze Rückenseite des Kiemendarmes erstreckt. Die Dorsalrinne zeigt bei den verschiedenen Arten verschiedene Grade der Ausbildung. Unter den Cynthideen findet sie sich bei der socialen Form der *Styelopsis grossularia* bereits wohl angedeutet, besser entwickelt ist sie bei *Styela variabilis* und besonders bei *Polycarpa rustica*, wo sie links, und bei *Polycarpa comata*, wo sie rechts von der Dorsalfalte gelegen ist.

Im histologischen Bau verhält sich die Dorsalfalte auf diesem Stadium im Wesentlichen ebenso wie auf dem vorher beschriebenen. Die Wandung stellt ein einschichtiges Epithel dar, das sich vorwiegend aus prismatischen bewimperten Zellen zusammensetzt. Im ventralen Theil ist die von ihr umschlossene primäre Leibeshöhle spaltförmig und von einem Bindegewebe fast vollkommen ausgefüllt, im dorsalen Basaltheil, wo die Falte sich erweitert zeigt, treten umfangreichere Blutbahnen auf (Fig. 16 und 17, Taf. XIX).

*) Kupffer's „Leitrinne" entspricht zumeist dieser Dorsalfurche, doch wird auch die Epibranchialrinne, als ob sie dasselbe Gebilde wäre, unter jener Bezeichnung beschrieben. Roule's „gouttière dorsale" entspricht der Epibranchialrinne und bedeutet somit etwas anderes als die gleiche Benennung bei Lacaze-Duthiers und Delage, die — wenigstens bei Cynthien — genau mit dem von mir Dorsalrinne genannten Organ übereinstimmt.

b) Ein anderer Typus ist durch das Auftreten von Rückenzapfen oder Dorsalzungen (languettes médio-dorsales ou dorsales der französischen, languets der englischen Autoren) ausgezeichnet. Die Zapfen sind zumeist tentakelartige Ausstülpungen der medianen dorsalen Kiemendarmwand (Dorsalfalte). Sehr häufig entspringen sie nicht in der Mitte des dorsalen von Kiemenspalten nicht durchbrochenen Medianstreifens, sondern mehr oder minder weit dessen seitlichen Rändern genähert, bei manchen Formen (*Fragaroides*) schon im Bereich der Kiemenspalten, zwischen den einzelnen Spaltenreihen. Wahrscheinlich erheben sie sich niemals senkrecht über der Dorsalfalte, sondern sind stets, wenigstens da, wo sie eine etwas bedeutendere Länge erreichen, nach hinten zu und gleichzeitig nach rechts oder links geneigt, so dass sie — ähnlich wie auf dem vorher beschriebenen Stadium die membranartige Dorsalfalte selbst, aber nur viel unvollkommener — eine Art Längscanal ganz unvollständig umgrenzen (Fig. 1, Taf. XIX). Ihre Wandung besteht aus einem durchaus einschichtigen Epithel, das zum grossen Theil bewimpert ist und selbst in einem Zapfen in recht verschiedener Weise differenzirt sein kann; man trifft daher zuweilen auf einem Querschnitt ganz verschiedene Zellformen neben einander an (Fig. 2, Taf. XIX). Die Zapfen umschliessen Divertikel der primären Leibeshöhle, enthalten ein mehr oder minder zellenreiches Bindegewebe und Blutbahnen und bewirken dadurch eine Vergrösserung der athmenden Oberfläche. Bei manchen *Rhabdocynthia* führen sie stäbchenförmige Kalkspicula. Muskelfaserzüge sind in diesem Bindegewebe meines Wissens bisher nicht nachgewiesen worden, und es dürften daher, wie schon Milne-Edwards angab, die Rückenzapfen eine selbständige Beweglichkeit nicht besitzen. Deshalb verharren sie aber doch nicht starr und unabänderlich in der gleichen Lage, denn die an der Basis der Dorsalfalte hinziehenden Muskeln (vgl. Fig. 9 und 10, Taf. XIX) können bei bestimmten Faltungen der dorsalen Kiemendarmwand gleichzeitig auch Verschiebungen der Rückenzapfen hervorrufen.

Die Gestalt der Rückenzapfen bietet sehr mannigfache Verschiedenheiten. Zumeist ist sie zapfen- oder fingerförmig mehr oder minder langgestreckt, oft schlauchförmig weit ausgezogen. Zuweilen sind die Rückenzapfen von vorn nach hinten zu beträchtlich comprimirt und gleichzeitig an der Basis erweitert, so dass sie zungenförmig werden und eine ausgeprägt dreikantige Gestalt erhalten (*Rhopalaea*, *Rhopalopsis*). Sehr häufig sind besonders die grossen Zapfen durch Längsfurchen in mehrere zum Theil auch histologisch recht verschiedene Streifen gesondert und bieten dann auf den Durchschnitten manchmal complicirtere Bilder (Fig. 2, Taf. XIX). Zumeist lässt sich dann noch ein bilateraler oder auch zweistrahliger Bau des Rückenzapfens deutlich erkennen, wenngleich oft in Folge einer Krümmung und gleichzeitigen Drehung des Zapfens um seine Axe die beiden spiegelbildlich gleichen Hälften nicht mehr rechts und links, sondern ventral und dorsal zu liegen kommen.

So wie die einzelnen Rückenzapfen bei verschiedenen Ascidien einen verschieden hohen Grad der Ausbildung aufweisen können, lassen sich auch bezüglich ihrer Anordnung und Stellung auf der Dorsalfalte verschiedene Stufen unterscheiden. Im einfachsten Fall (die meisten Synascidien) entspringen die Zapfen meist mehr oder minder seitlich an der Falte, immer genau in der Verlängerung der je zwei Kiemenspaltenreihen trennenden Quergefässe. Da auch vor der ersten und hinter der letzten Kiemenspaltenreihe ein Rückenzapfen auftreten kann, ist die Anzahl der Zapfen und Reihen entweder gleich oder um eins verschieden. Ganz ähnlich ist auch die Anordnung bei den meisten socialen Ascidien (*Clavelina*, Fig. 1, Taf. XIX) und Monascidien, wo die Zapfen grösser, complicirter geformt und zumeist zahlreicher werden. Zuweilen erscheint allerdings an manchen Stellen diese Uebereinstimmung mehr oder minder auffallend gestört. Bei den Formen, bei denen die Kiemenspalten keine regelmässigen Querreihen bilden (*Chelyosoma*, einige *Corella*), besteht natürlich jene Zahlenübereinstimmung nicht, obwohl auch hier wenigstens die Blutbahnen der Rückenzapfen sich in die Quergefässe der Kieme fortsetzen. Eine weitere Mannigfaltigkeit im Aussehen der Dorsalfalte wird dadurch hervorgerufen, dass die Rückenzapfen eines Thieres nicht alle von gleicher Länge zu sein brauchen, obwohl das allerdings zumeist ziemlich genau der Fall ist. Manchmal folgen einander genau alternirend längere und kürzere Zapfen (zuweilen bei *Corynascidia Suhmi*).

Complicirter erscheint die Dorsalfalte, wenn die Rückenzapfen in zwei Längsreihen angeordnet sind. Dabei können die Zapfen entweder alle von gleicher Länge sein und auf der rechten und linken Reihe einander ziemlich genau gegenüber stehen (gewisse Individuen von *Corynascidia Suhmi*), oder die Zapfen der einen Seite sind beträchtlich kleiner und zahlreicher als auf der anderen (*Cynthia hispida, C. papillosa*; vgl. Fig. 7 und 8, Taf. XIX). Bei *Corella parallelogramma* sind nach Kupffer (1874) die Rückenzapfen zwar auch in zwei Reihen angeordnet, in diesen aber unregelmässig vertheilt.

c) Die beiden beschriebenen Typen der Dorsalfaltenausbildung stehen nicht unvermittelt neben einander. So sind z. B. bei *Forbesella tessellata* die in einer Reihe angeordneten Rückenzapfen durch eine Längsmembran verbunden, und diese Ascidie erweist sich somit bezüglich des Verhaltens der Dorsalfalte als eine Zwischenform zwischen der Rückenzapfen tragenden Gattung *Cynthia* und dem Genus *Microcosmus*, dessen Dorsalfalte in der Regel eine glattrandige Membran darstellt.

d) Als ein Verbindungsglied zwischen den glatten membranartigen und den durch Rückenzapfen ausgezeichneten Dorsalfalten können in gewissem Sinn auch die zahnförmigen oder gezackten betrachtet werden. Diese sind dadurch gekennzeichnet, dass an ihrem freien Rande sich breite zahnförmige oder quer verlaufende wallartige Fortsätze entwickeln. Es lässt sich aber oft gar nicht entscheiden, ob man gewisse Fortsätze als Rückenzapfen (languets) oder Zähne und Zacken (teeth)

bezeichnen soll. So nennt z. B. Herdman selbst solche Zapfen, wie sie bei *Pachychlaena oblonga* (Fig. 18, Taf. XIX) vorkommen, nur Zacken und bezeichnet die Dorsalfalte als „a membran strongly pectinated at the margin", während andrerseits Lacaze-Duthiers und Delage (1892, p. 35) schon die Zacken der *Styela flava* (Textfigur 73 *A*) als „petites languettes" anführen. Zumeist sind die gezackten Dorsalfalten gleichzeitig auch gerippt und werden daher, da sie einem folgenden Typus zugehören, noch weiter unten besprochen werden müssen. Doch giebt es auch ungerippte membranartige Dorsalfalten mit gezackten Rändern, die als Zwischenformen in dem oben erwähnten Sinne sehr wohl gelten können (*Molgula macrosiphonica, M. gigantea, M. occulta*).

e) Einen letzten Typus bezeichnen die gerippten Dorsalfalten. Unter diesem Namen fasst man am besten eine überaus grosse Zahl mannigfach geformter Dorsalfalten zusammen, die sich unschwer wieder in eine Anzahl Unterabtheilungen einordnen lassen; sie alle verbindet aber das gemeinsame Merkmal, dass an den Faltenwandungen rippenartige Wülste auftreten, die quer, mehr oder minder genau senkrecht oder auch ziemlich schräg zur Längsrichtung der Dorsalfalte verlaufen. Die Rippen sind zuweilen nur kurz und auf den Basalabschnitt der Falte beschränkt; sie finden sich oft nur auf der einen oder der anderen Seite, häufig auch auf beiden und können von der einen Seite auf die andere über den freien Rand der Falte hinüber wachsen und so vollkommene Bügel darstellen. Die Rippen und Bügel besitzen entweder eine glatte Oberfläche oder können selbst wieder durch in der Regel nur seichte in der Längsrichtung der Dorsalfalte verlaufende Querfurchen oder durch einen geschlängelten fast krausenartigen Rand (*Ascidia cylindracea* und *Asc. falcigera*) ausgezeichnet sein.

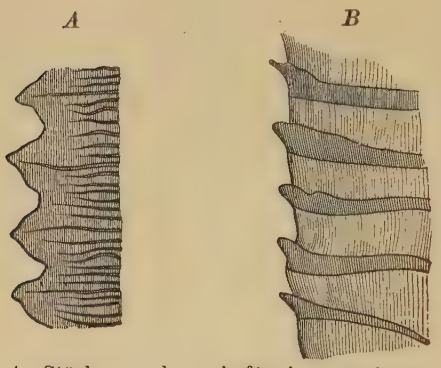
Die Rippen können auf jedem der beschriebenen Stadien a—d der Dorsalfaltenausbildung auftreten. Es giebt balkenartig oder stabähnlich und auch mehr membranartig gestaltete Dorsalfalten, deren freier ventraler Rand glatt ist und weder Zähne noch Zapfen entwickelt, und die dennoch durch wohl ausgebildete Querrippen ausgezeichnet sind (*Pachychlaena gigantea,* vgl. Fig. 13, Taf. XIX; *Ascidia translucida*). Zuweilen finden sich auch auf den Rückenzapfen tragenden Dorsalfalten deutliche Querrippen. Diese erstrecken sich meistens mehr oder minder weit in die Zapfen hinein (*Cynthia haustor*), und zwischen diesen längeren Rippen können kürzere intermediäre vorkommen, deren Verlauf auf den Basaltheil der Falte beschränkt erscheint (*Styela bythia*).

Am häufigsten treten aber die Rippen an den gezähnten Dorsalfalten auf, und das speciellere Verhalten der Zähne und Rippen gestaltet sich bei den verschiedenen Species recht variabel. Häufig stimmt die Anzahl beider genau überein, indem jeder Zahn von einer Rippe durchsetzt wird (*Ascidia pyriformis,* Fig. 19, Taf. XIX). In diesem Fall können die Zähne ansehnlich hoch (*Ascidia meridionalis*), fast wie typische Rückenzapfen erscheinen (*Pachychlaena oblonga,* Fig. 18, Taf. XIX).

Manchmal treten neben den die Zähne durchsetzenden Rippen kürzere accessorische in wechselnder Zahl und Grösse auf (*Styela flava*, Textfigur 73 *A*).

Als gerippt im engeren Sinn des Wortes bezeichnet man die Dorsalfalten, bei denen die Unebenheiten der Ränder nicht durch besondere zahn- oder wallartige Erhebungen, auf welche sich die Rippen fortsetzen, sondern nur durch die Rippen allein hervorgerufen werden (*Pachychlaena obesa*, Textfigur 73 *B*; *Ascidia despecta*). Solche Rippen verlaufen fast immer mehr oder minder gerade oder in schwach gekrümmten Bogen, seltener geschlängelt.

Fig. 73.



A Stück aus der zahnförmigen gerippten Dorsalfalte von *Styela flava* Herd. (Nach Herdman) $^{50}/_{1}$.

B Stück aus der gerippten Dorsalfalte von *Pachychlaena obesa* Herd. (Nach Herdman) $^{50}/_{1}$.

Die Rippen werden durch spangenförmige Ausbuchtungen des Dorsalfaltenepithels gebildet, in denen die Zellen durch bedeutendere Grösse, prismatische Gestalt und Flimmerbekleidung zumeist sehr deutlich sich von den Elementen der benachbarten Zwischenzonen unterscheiden. In diesen letzteren finden sich gewöhnlich nur flachere und meistens auch flimmerlose Epithelzellen vor.

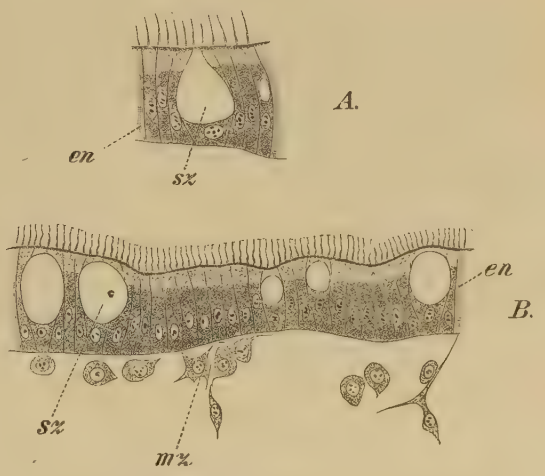
f) Die gerippten Dorsalfalten erlangen in manchen Fällen dadurch eine besonders complicirte Beschaffenheit, dass sie auf mehr oder minder weiten Strecken, auf einer oder auch auf beiden Seiten mit kleinen meist conischen Papillen bedeckt erscheinen (*Phallusia mammillata*, Fig. 11, Taf. XIX; vgl. auch Textfigur 75, p. 358; *Ascidia conchilega*). Bei *Phallusia* gleichen diese Papillen in hohem Maasse den Zäpfchen, die ziemlich dicht gedrängt in der Präbranchialzone sich finden und die oben (p. 327) bereits beschrieben wurden.

Die histologische Beschaffenheit des Epithels der Dorsalfalte kann, ähnlich wie es auch im Flimmerbogen gelegentlich der Fall war, dadurch eine reichere Differenzirung erfahren, dass einzelne Epithelzellen sich zu Drüsenzellen umwandeln und einen hellen Schleim secerniren. Bei *Phallusia mammillata* erscheinen diese Schleimzellen besonders reichlich (Textfigur 74 *B*), und ihr Secret mischt sich dem vom Endostyl aus durch den Flimmerbogen nach dem Rücken zu transportirten Schleim bei, um sich in bemerkenswerther Weise an der Bildung des dorsalen „Nahrungsfadens“ zu betheiligen (vgl. hier auch Textfigur 75). Da, wie oben (p. 337) bereits ausgeführt worden ist, auch im Epithel der Epibranchialrinne Drüsenzellen vorkommen, kann in gewissen Fällen der

Reichthum der gesammten Dorsalfalte an Schleim producirenden Elementen ein sehr ansehnlicher sein.

Der Bau der Dorsalfalte ist nicht immer an allen Stellen des Organs der gleiche, sondern sehr oft zeigen sich ganz erhebliche Verschiedenheiten besonders im vorderen und hinteren Abschnitt. Das ist beispielsweise überall da der Fall, wo eine Epibranchialrinne im vorderen Theil der Dorsalfalte zur Entwicklung gelangt. Vergleicht man etwa für *Phallusia mammillata* die im Bereich der Epibranchialrinne geführten Durchschnitte (Textfigur 67 auf p. 336) mit einem weiter hinten geführten Querschnitt (siehe die umstehende Textfigur 75), so findet man so bedeutende Unterschiede, dass es auf den ersten Anblick kaum glaubhaft erscheinen möchte, dass es sich um Vorn und Hinten ein und desselben Organs handeln kann. Aehnlich wie hier verhält es sich bei zahlreichen anderen Monascidien. Aber auch in vielen anderen Fällen, wenn eine Epibranchialrinne fehlt, kann die Dorsalfalte an verschiedenen Stellen recht verschieden beschaffen sein. Zuweilen findet sich das Vorkommen, dass die Dorsalfalte nur in ihrem hinteren Abschnitt glatt, im vorderen gerippt ist (*Polycarpa captiosa* Sluit.), zumeist aber das Umgekehrte, dass der hintere Abschnitt gerippt, aber ohne tentakelartige Fortsätze ist, während der vordere ganz glattwandig erscheint (*Ascidia canaliculata* Heller, *Ascidia sabulosa* Sluiter — nach Sluiter (1898)). Bei *Ascidia placenta* Herd. ist das Dorsalband grösstentheils ungerippt, am freien Rande mit längeren und kürzeren fingerförmigen Erhebungen versehen. Nur an vereinzelten Stellen erscheint das Aussehen durch Auftreten von Querrippen verändert. Die Dorsalfalten der Gattung *Cynthia* sind fast immer durch Rückenzapfen ausgezeichnet. Oefter finden sich die vordersten Dorsalzungen nicht gleich am vordersten Ende der Dorsalfalte, sondern erst in einiger Entfernung hinter dem Flimmerbogen, so dass das Organ im vordersten Theil einen einfachen glatten Rand zeigt, im weiteren Verlaufe dagegen erst das typische *Cynthia*-Aussehen gewinnt (*Cynthia dura* Heller und, besonders

Fig. 74.



A Stück aus der Flimmerbogenwand, *B* Stück aus der Dorsalfalte einer *Phallusia mammillata* $^{1000}/_{1}$. *en* = Entodermepithel; *mz* = Mesenchymzellen; *sz* = Schleimzellen.

auffallend, *Cynthia Roretzii* Drasche). Ueberdies kann man mehrfach bei Cynthien beobachten, wie die Rückenzapfen in Form, Grösse und Anordnung an verschiedenen Stellen ein und derselben Dorsalfalte variiren. Auch bei *Molgula* kommen vorn und hinten an der Dorsalfalte Bauverschiedenheiten vor. *Molgula conchata* Sluiter hat eine verhältnissmässig schmale, grösstentheils glattrandige Falte, nur am hinteren Ende finden sich unregelmässige Einschnitte im freien Randtheil vor.

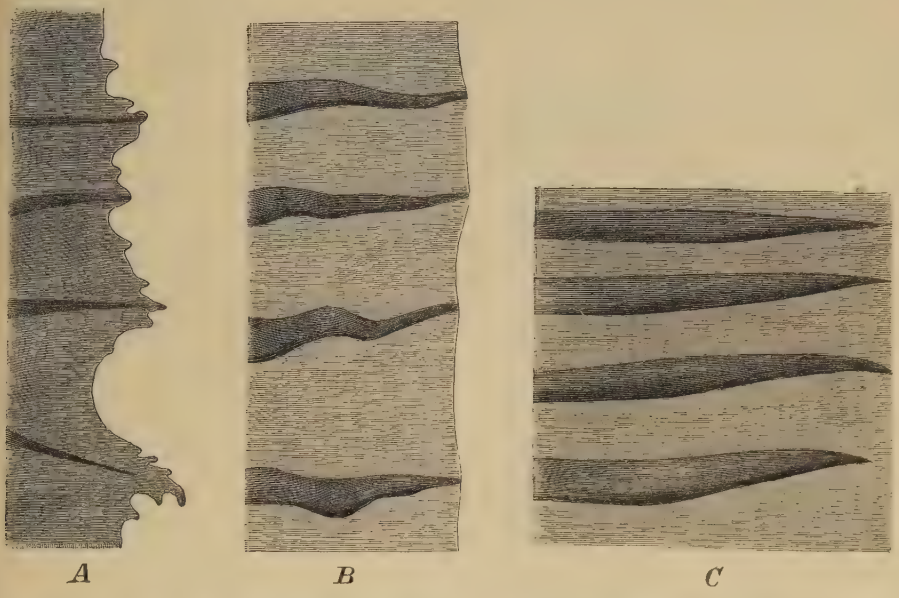
Fig. 75.

Stück aus einem Querschnitt durch die Mitte einer *Phallusia mammillata*. Nur die dorsale Medianpartie ist eingezeichnet, der äussere Cellulosemantel weggelassen worden $^{40}/_{1}$. *a* = äusseres Epithel der Peribranchialräume; *b* = inneres Epithel der Peribranchialräume; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *dc* = Flimmergrubencanal; *dc,* = secundäre und tertiäre Flimmergrubencanälchen; *df* = Dorsalfalte; *dr* = Dorsalrinne oder Dorsalfurche; *ec* = ektodermales Hautepithel; *fg,* = secundäre Flimmergruben; *ilg* = innere Längsgefässe; *ks* = Kiemenspalten; *lg* = Längsgefässe; *mz* = Muskelzüge; *n* = Nervenstämme; *p* = Papillen; *pb* = Peribranchialräume; *sch* = Schleimfäden; *sd,* = accessorische Neuraldrüsen; *tk* = papillenförmige Erhebungen der Dorsalfalte; *zr* = rippenartige Erhebungen der Dorsalfalte. *L* = links; *R* = rechts.

Noch auffallender vielleicht erweisen sich die Unterschiede bei *Ascidia Challengeri* Herd. Die Dorsalfalte ist zwar überall gerippt, aber die Rippen sind an den verschiedenen Stellen von verschiedener Dicke und Länge, gerade oder mehr oder minder stark gekrümmt. Das hintere Ende der Falte ist beträchtlich breiter als die anderen Theile; der freie Rand ist grösstentheils glatt, stellenweise aber mit grösseren und kleineren Zacken und Zähnen besetzt (vgl. Textfigur 76 *A, B, C*).

Individuelle Variationen des Baues der Dorsalfalte finden sich recht zahlreich. Aus den abweichenden Beschreibungen verschiedener Autoren lässt sich allerdings nicht immer ohne Weiteres der Schluss ziehen, dass in der That auch individuelle Verschiedenheiten vorhanden seien, denn, wie oben (p. 355) bereits bemerkt wurde, sind in der

Fig. 76.



Drei Stellen aus der Dorsalfalte einer *Ascidia Challengeri* Herdm. (Nach Herdman.) Circ. $^{50}/_{1}$. *A* und *B* von links gesehen. *C* hinteres Ende der Falte von rechts gesehen.

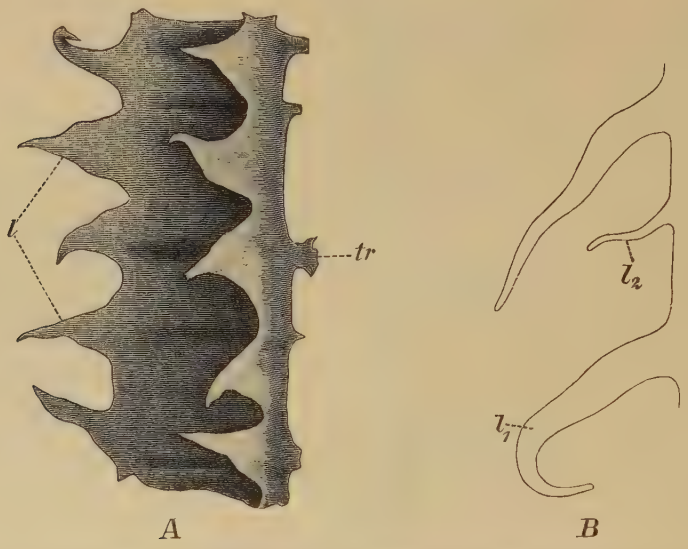
Litteratur zuweilen genau die gleichen Formen der Dorsalfalten mit verschiedenen Namen belegt worden, aus denen leicht auf ein verschiedenes Aussehen geschlossen werden könnte. Man muss sich daher, in sofern die Autoren nicht ausdrücklich individuelle Variationen hervorheben, in erster Linie an die Abbildungen halten, um solche Verschiedenheiten festzustellen.

Individuelle Variationen bestehen überall da, wo das Dorsalband vorn und hinten verschieden sich gestaltet zeigt. Sie kommen dadurch zu Stande, dass bald die vordere, bald die hintere, eventuell auch eine mittlere Region sich über eine längere oder kürzere Strecke ausbreiten. Wo an der Dorsalfalte mehr als zwei Regionen unterscheidbar sind, kann hin und wieder eine ganz in Wegfall kommen, oder es treten die Besonderheiten dieser oder jener Zone bei den einen und den anderen Individuen mehr oder weniger scharf hervor (*Ascidia Challengeri* Herd.).

Bei *Molgula occulta* Kupffer ist der freie Rand der Dorsalfalte unregelmässig gezackt (Kupffer) oder glattrandig (Heller). Viel beträchtlicher sind die Verschiedenheiten bei *Corynascidia Suhmi* Herd. Hier finden sich nämlich entweder zwei Reihen gleich langer triangulärer

Rückenzapfen vor (Textfigur 77 *A*), oder es stehen alle Zapfen in einer Reihe angeordnet (Textfigur 77 *B*) derart, dass ansehnlich lange tentakelartige Erhebungen mit viel kleineren regelmässig abwechseln.*) Auch bei den beiden schon oben (p. 172) beschriebenen Formen der *Styelopsis grossularia* bestehen Unterschiede im Verhalten der Dorsalfalte, auf die besonders Lacaze-Duthiers und Delage (1892) hingewiesen haben.

Fig. 77.



Individuelle Variationen der Dorsalfalte bei *Corynascidia Suhmi* Herd. (Nach Herdman.) Circ. $^{50}/_{1}$. *A* zweireihige, *B* einreihige Anordnung der Rückenzapfen.
l = die gleichlangen Dorsalzapfen der ersten Form; l_1 = die längeren, l_2 = die kürzeren Zapfen der zweiten Varietät; *tr* = Quergefässe des Kiemenkorbes.

Bei der aggregirten Form ist die Falte lang und straff gespannt, springt aber verhältnissmässig nur wenig weit vor und überdeckt, wenigstens in ihrem mittleren Abschnitt, eine Dorsalrinne; bei der solitären Form ist die Membran kurz, nicht straff gespannt, sondern ein wenig gewellt und schwach gefaltet, sie springt tief in den Kiemendarm vor, überdacht aber keine besondere Dorsalrinne. Dieser in den voll entwickelten Thieren recht scharf hervortretende Gegensatz wird aber dadurch ein wenig ausgeglichen, dass die Jugendstadien der aggregirten Form im Bau der Dorsalfalte mit den solitären ganz übereinstimmen.

Verlauf. In der Regel erstreckt sich die Dorsalfalte hinten bis in die nächste Nähe des Oesophaguseingangs, indem sie, allmählich sich abflachend, seitlich und zwar zumeist links von diesem endigt beziehungsweise in bestimmte bewimperte Gebilde der hinteren Kiemendarmwand

*) Herdman hebt ausdrücklich hervor, dass bei der vollen Uebereinstimmung im Bau aller anderen Organe, diese Gegensätze nicht ausreichend seien, um die Aufstellung von zwei besonderen Arten zu rechtfertigen.

sich fortsetzt. Wenn bei gleichzeitiger Verschiebung des Oesophagus-eingangs nach vorn die Dorsalseite des Kiemendarmes sich verkürzt, kann die Länge des gesammten Dorsalbandes so gering werden, dass sie nur ein Viertel oder noch weniger der Endostyllänge beträgt. Lacaze-Duthiers und Delage (1892) haben das bereits für einige Cynthien hervorgehoben.

Die hintere Grenze der Dorsalfalte ist nicht immer mit Sicherheit festzustellen, zumal da, wo ihr Bau wenig Besonderheiten zeigt und die einfache bewimperte Erhebung in histologisch ähnlich gestaltete Theile der Kieme übergeht. Bei dem in Textfigur 81 (p. 369) für *Ctenicella* (*Molgula*) *appendiculata* Heller abgebildeten Verhalten lässt sich vielleicht die Dorsalfalte in Folge ihres gezähnten Randes noch ziemlich scharf gegen den die unteren Köpfe der Kiemenfalten verbindenden Flimmersaum abgrenzen; schwieriger erscheint das aber bei Lacaze-Duthiers' *Anurella roscovita* (Textfigur 80), bei der ähnliche Unterschiede nicht bestehen dürften.

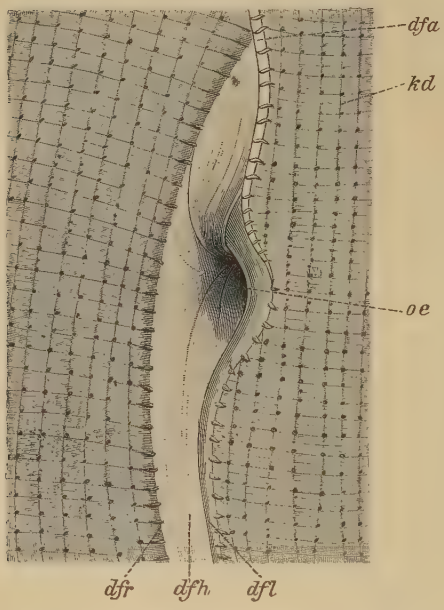
Während in diesen beiden Fällen, wie bei vielen anderen Monascidien, vielleicht allen (?) Molguliden, das Hinterende der Dorsalfalte mit bestimmten Wimperwülsten des Kiemendarmes sich vereinigt, hört es in anderen als allmählich sich immer mehr abflachender Streifen mit freier Spitze entweder in der Nähe des Oesophaguseingangs auf (z. B. *Ciona intestinalis*), oder in grösserer Entfernung von diesem, zumeist ein wenig nach links verschoben (*Ascidiella cristata*).

Zuweilen scheint die Dorsalfalte ganz links beim Oesophaguseingang vorbeizuziehen und sich direct in das Retropharyngealband beziehungsweise in den Endostyl fortzusetzen (*Styela variabilis*, *St. cannopoides*, *Styelopsis grossularia*). Bei der Beschreibung des Verhaltens der Oesophagusöffnung wird weiter unten noch darauf hingewiesen werden. —

Wenn der Oesophagus auf der Rückenseite weiter nach vorn zu sich verschiebt, während der Kiemendarm selbst noch bis ins Hinterende des Thieres hineinreicht, läuft die Dorsalfalte in der Regel neben dem Eingang in den Verdauungstractus vorbei, um erst in einiger Entfernung dahinter aufzuhören. Es scheint, dass sie dabei immer, oder doch wenigstens zumeist links vom Oesophaguseingang verstreicht. Im einfachsten Fall ist dieses postösophageale Stück der Dorsalfalte ganz gleich oder doch ähnlich beschaffen wie das vordere (vgl. für *Microcosmus vulgaris* Heller, Fig. 12, Taf. XIX, *Styela armata*, *Styela variabilis*, *Styelopsis grossularia* etc.). Oft aber, wie namentlich bei *Phallusia* und *Ascidia* häufig zu beobachten ist, unterscheiden sich beide Abschnitte mehr oder minder auffallend in ihrem Bau. Während bei den genannten Gattungen die vordere Dorsalfalte in der oben geschilderten Weise aus einer nach rechts gekrümmten kammartigen, mit tentakelähnlichen Fortsetzungen und Rippen versehenen Erhebung gebildet wird, erscheint die hintere gewöhnlich beträchtlich einfacher geformt, oft nur als eine einfache bewimperte Falte. Neben dieser hinteren Dorsalfalte, und zwar

rechts von ihr gelegen, findet sich bei *Ascidia* und *Phallusia* eine zweite in das Kiemendarmlumen vorspringende, wie es scheint überall nur schwächer entwickelte bewimperte Längsfalte. Roule fasst diese beiden hinteren nahezu parallel verlaufenden Wimperfalten als „raphé dorsal postbuccal“ zusammen und bringt sie zur vorderen, von ihm als „raphé dorsal praebuccal“ bezeichneten Dorsalfalte in Gegensatz. Nach hinten und ventral zu gehen beide Falten der raphé dorsal postbuccal in die Flimmerstreifen der hinteren Kiemendarmwand über*), vorn weichen sie beim Oesophagus-eingang nach rechts und links aus einander, um diesen im Bogen zu umgeben. Während sich die linke hintere Falte vor dem Oesophagealmund direct in die vordere Dorsalfalte fortsetzt, legt sich die rechte dieser letzteren an, ohne weiter vorn noch als ein gesondertes Organ nachweisbar zu bleiben.

Fig. 78.



Die Region des Oesophaguseingangs einer *Ascidia mentula* O.F. Müll. (Nach Roule) $^8/_1$. *dfa* = vordere Dorsalfalte; *dfl* = linke, *dfr* = rechte hintere Dorsalfalte; *dfh* = die zwischen beiden Falten gelegene hintere Dorsalfurche (Mundrinne); *kd* = Kiemendarm; *oe* = Eingang in den Oesophagus.

Die beiden hinteren Falten begrenzen eine mediane, von Kiemenspalten nicht durchbrochene, im Umkreise des Oesophagus-eingangs sich verbreiternde Längsrinne (vgl. die nebenstehende Textfigur 78). Heller (1874) hat diese Rinne bei *Ascidia mentula* zuerst genauer beschrieben und als „Mundrinne“ oder „Epibranchialrinne“ bezeichnet, um sowohl ihre Beziehungen zum Oesophagealmund als auch ihren Gegensatz zur Hypobranchialrinne zu kennzeichnen. Den Namen Epibranchialrinne hat man später, wie es auch hier geschehen ist (vgl. oben p. 355), für ein anderes Gebilde angewendet, das von der hier beschriebenen „Mundrinne“ durchaus verschieden ist. Diese Mundrinne setzt sich nämlich nach vorn zu in die von der Dorsalfalte überdeckte Dorsalfurche fort, die oben (p. 352, Textfigur 75 auf p. 358) ausführlich behandelt worden ist, und steht mit der wahren Epibranchialfalte in keinem Zusammenhang.

*) Nach Roule (1884) soll die rechte Postbuccal-Falte nach hinten zu sich allmählich abflachen und gänzlich verlieren.

Systematische Bedeutung. In früherer Zeit hat man der Dorsalfalte kaum eine Bedeutung für die Bestimmung und systematische Einordnung der Formen zuerkannt. In den Vordergrund trat dieses Organ, als Heller (1877) fast ausschliesslich auf Formverschiedenheiten der Dorsalfalte hin die grosse, artenreiche Gattung *Cynthia* in zwei Gattungen beziehungsweise Untergattungen zerlegte: in *Microcosmus* und *Cynthia*. Bei *Microcosmus* ist die Rückenfalte einfach glatt, bei *Cynthia* mit Rückenzapfen versehen. Nicht ohne anfängliches Widerstreben haben diese beiden Gattungen später allgemeine Anerkennung gefunden, obwohl es sich gezeigt hat, dass die Beschaffenheit der Dorsalfalte allein als Gattungsmerkmal nicht ausreicht. *Cynthia echinata*, *Cynthia spinifera* Herd. haben eine glattrandige Dorsalfalte, die ganz nahe verwandte *C. arctica* Hartmeyer eine gezähnte. Bei *Cynthia Roretzii* ist die Dorsalfalte vorn glatt, hinten mit Zähnen versehen (vgl. oben p. 357).

Auch bei den meisten anderen artenreicheren Gattungen der Monascidien lässt sich eine recht weitgehende Verschiedenheit im Bau der Dorsalfalten der verschiedenen Arten feststellen. Die Gattung *Styela* hat im Allgemeinen eine glattrandige, oft gerippte Dorsalfalte; bei *Styela bythia* Herdm. trägt diese Rückenzapfen, bei *Styela flava* ist sie gezähnt und stellt gleichsam eine Uebergangsform dar zwischen dem normalen Verhalten und dem der *St. bythia*. Noch mannigfacher ist die Dorsalfalte im Genus *Ascidia*, wo sie eine einfache ganz glatte, ungerippte (*Ascidia prostrata* Heller, *Ascidia caudata* Heller) oder mehr oder minder stark gerippte aber glattrandige Membran (*Ascidia translucida* Herd., *Asc. cylindracea* Herd. u. s. w.) darstellt, wo der Rand feiner (*Asc. incrassata* Heller) oder gröber gezähnt und dabei die Faltenwandungen selbst fast ganz glatt, nur stellenweise schwach gerippt (*Asc. placenta* Herd.) oder auch mit ansehnlich starken Querrippen (*Asc. depressiuscula* Heller) versehen sind, wo endlich die Zähne zu ansehnlich grossen, fast tentakelförmigen Rückenzapfen werden können (*Asc. meridionalis* Herd.).

Selbst bei sehr artenarmen Gattungen zeigt die Dorsalfalte recht erhebliche Verschiedenheiten. So ist sie z. B. bei *Pachychlaena gigantea* (Fig. 13, Taf. XIX) zwar mit Rippen versehen, wie bei allen Arten dieser Gattung, aber glattrandig, bei *P. oblonga* (Fig. 18, Taf. XIX) mit sehr langen freien Zähnen besetzt. *Pachychlaena obesa* (vgl. Textfigur 73 *B* p. 356) zeigt ungefähr ein Zwischenstadium, indem es die breiten Querrippen sind, die sich mit ihren Enden als kleine zahnartige Gebilde erheben.

Andrerseits zeigen selbst grössere Gruppen der Ascidien oft eine auffallende Uebereinstimmung im Aussehen der Dorsalfalte. Das gilt im Besonderen für die meisten Synascidien und auch viele Sociale. Bei Claveliniden z. B. finden sich fast stets Rückenzapfen tragende Dorsalfalten; vielleicht nur bei *Ecteinascidia diligens* Sluiter ist das Dorsalband eine glattrandige gerippte Falte.

Darnach darf man wohl annehmen, dass Verschiedenheiten im Bau der Dorsalfalte kein ausreichender Grund zur Aufstellung einer Gattung seien, sondern nur die Bedeutung von Artmerkmalen haben. Dem steht durchaus nicht entgegen, dass, wie oben gezeigt wurde, einerseits bei nahe verwandten Formen sehr verschiedene, andrerseits bei weit entfernten sehr ähnlich gebaute Dorsalfalten vorkommen.

Physiologische Bedeutung. Die histologische Beschaffenheit erweist, dass die physiologische Bedeutung der Dorsalfalte in den meisten Fällen eine doppelte ist. Die zuweilen sehr zahlreich auftretenden Drüsenzellen kennzeichnen das Organ, wie übrigens auch andere Abschnitte des Kiemendarmes, als ein secretorisches. Doch ist diese Bedeutung keine allgemein verbreitete, da in den meisten Fällen Drüsenzellen bisher überhaupt nicht nachgewiesen werden konnten.

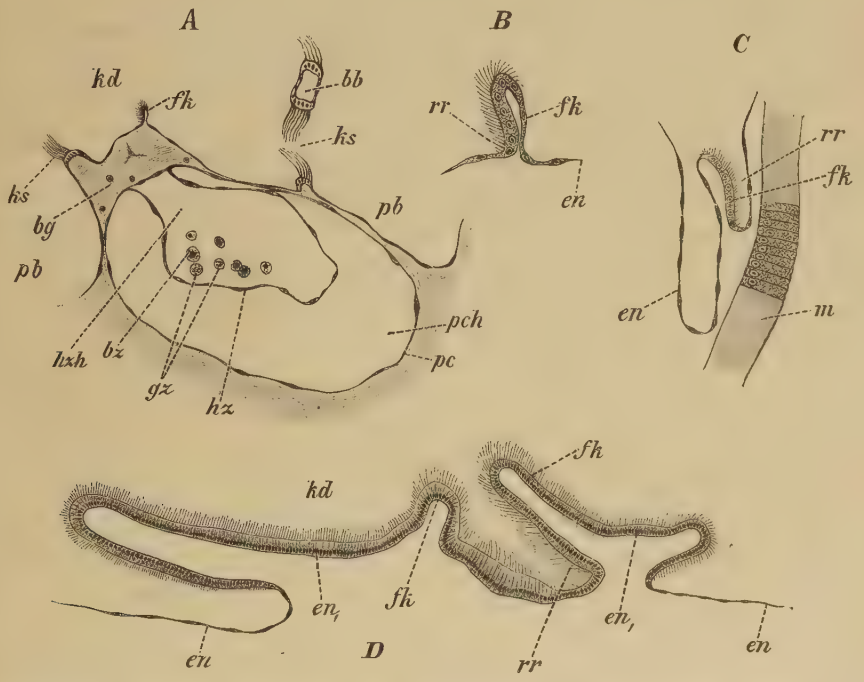
Ganz allgemein, und zwar in der Regel über den grössten Theil des Dorsalbandes verbreitet, finden sich die Flimmerzellen; sie ermöglichen es, dass das Gebilde bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielt. Die Vorgänge bei der Nahrungsaufnahme vollziehen sich bei den Ascidien im Wesentlichen in der gleichen Weise, wie sie zuerst Fol für die Appendicularien und andere pelagische Tunicaten in überzeugender Weise dargelegt hat (vgl. oben p. 114). Die schleimigen Secretmassen, die vom Endostyl und den übrigen mit Drüsenzellen besetzten Theilen des Kiemendarmes stammen, werden, wenn auch nicht sämmtlich, so doch zum Theil durch die Flimmerbewegungen besonders der Zellen im Flimmerbogen dem vorderen Ende der Dorsalfalte zugeführt. Die Flimmerzellen des Dorsalbandes haben nun die Aufgabe, diese mit Nahrungskörpern aller Art beladenen Schleimmengen (vgl. hier auch die oben p. 329 angeführten Bemerkungen) nach hinten zum Oesophaguseingang zu führen. Da, wo eine besondere Dorsalrinne neben der Dorsalfalte vorhanden ist, kann man sich leicht davon überzeugen, dass der schleimige Nahrungsfaden in dieser Rinne nach hinten gleitet (vgl. Textfigur 75, p. 358), um in die „Mundrinne“ zu gelangen und in den Oesophagus eingeführt zu werden. In der Mundrinne sah bereits Heller (1874) die durch den Ingestionscanal aufgenommenen „Nahrungsmittel in Form eines langen Bandes angehäuft“. Uebrigens sind die Dorsalfalte oder die Dorsalrinne nicht der einzige Weg, den die Nahrung im Kiemendarm nimmt, um in den Verdauungstractus zu gelangen, sondern auch seitlich am Kiemendarm kann man, besonders bei den grossen Monascidien, grössere und kleinere mit Fremdkörpern beladene Schleimfetzen beobachten, die in Bewegung nach hinten zu sein scheinen, worauf bereits Lacaze-Duthiers (1874) hingewiesen hat.

5. Die Hinterwand des Kiemendarmes.

So wie auf der Dorsalseite im Bereiche der Dorsalfalte, auf der ventralen im Endostyl eine von Kiemenspalten nicht durchbrochene Region des Kiemendarmes vorhanden ist, findet sich auch in der Hinterwand eine

spaltenfreie Zone. Begrenzt wird sie seitlich von den als Kiemen im engeren Sinne zu bezeichnenden Wandungen des Kiemendarmes, ventral vom Endostyl, dorsal von der Dorsalfalte. Zumeist liegt in ihr, und zwar in der Regel nahe am dorsalen Rande, der Eingang in den Oesophagus Gewöhnlich ist diese Hinterwand des Kiemendarmes bandartig gestaltet und stellt einen Streifen dar, dessen Längsaxe in dorso-ventraler

Fig. 79.



Durchschnitte durch die Hinterwand des Kiemendarms von verschiedenen Ascidien. Aus lateralen Längsschnitten durch ganze Thiere. *A* Schnitt durch *Botryllus violaceus* $^{267}/_{1}$. *B* das Retropharyngealband bei stärkerer Vergrösserung $^{550}/_{1}$. *C* Aus einem Schnitt durch *Perophora Listeri* $^{275}/_{1}$. *D* Schnitt durch *Clavelina lepadiformis* $^{85}/_{1}$.

bb = Blutbahn im Kiemenkorb; *bg* = Bindegewebe und Gallerte in der primären Leibeshöhle; *bz* = Blutzellen; *en* = plattes, *en,* = verdicktes Entodermepithel; *fk* = medianes Flimmerband (Retropharyngealband); *gz* = gelbe Zellen, parasitäre Algen; *hz* = Herzwandung; *hzh* = Herzhöhle; *kd* = Kiemendarmhöhle; *ks* = Kiemenspalten; *m* = Magenwandung; *pb* = Peribranchialraum; *pc* = Pericardialwand; *pch* = Pericardialhöhle; *rr* = Retropharyngealrinne.

Richtung verläuft (die meisten grossen Monascidien); bei *Clavelina* und den meisten kleinen Synascidien mit kreiscylindrischem Kiemendarm bildet sie eine kreisähnliche oder elliptische oft gefaltete Scheibe.

a) Am einfachsten gestaltet erweist sich die Hinterwand bei den meisten Synascidien. Sie wird bei diesen durch ein in der Regel ungleichmässig gefaltetes, seltener vielleicht straff ausgespanntes Plattenepithel gebildet, das im einfachsten Fall ausser einer zumeist nur wenig

umfangreichen Verdickung im nahen Umkreise des Mundeingangs (vgl. Textfigur 82) nur ein schmales median oder paramedian verlaufendes Flimmerband entwickelt. Dieses erhebt sich kammförmig in die Kiemendarmhöhle hinein, trägt aber gewöhnlich nur auf einer Seite über beträchtlich verdickten, fast cylindrischen Zellen Bewimperung (vgl. für *Botryllus* Textfigur 79 *A* und *B*; für *Perophora*, Fig. 4, Taf. VIII und Textfigur 79 *C*). Dieses hintere Flimmerband oder der Flimmerkamm erstreckt sich ventral vom Endostyl bis dorsal zum Oesophaguseingang. Es ist durchaus homolog dem Flimmerband, das Huxley bei Pyrosomen als „posterior epipharyngeal ridge" bezeichnet hat, und ist phylogenetisch aus dem oben (p. 113) für Appendicularien beschriebenen „ventralen Flimmerband" hervorgegangen. Bei den Monascidien kennt man schon lange das gleichwerthige Organ als Retropharyngealrinne oder Band (Raphé postérieur der meisten französischen Autoren*), Sillon rétropharyngien Van Beneden's), und es erscheint durchaus gerechtfertigt, wie es auch bereits geschehen ist, die gleichen Bezeichnungen für das einfachere Verhalten der Synascidien anzuwenden. Doch wird man sich dabei gegenwärtig zu halten haben, dass hier zunächst die Retropharyngealrinne nur auf einer Seite von einem Flimmerkamm begrenzt und überdeckt wird und daher nur unvollkommen gesondert erscheint.

Auf die Endigungsweise der Retropharyngealrinne resp. des Flimmerkammes beim Oesophaguseingang wird im folgenden Abschnitt noch hingewiesen werden müssen. Ventralwärts lässt sich das Flimmerband bis zum Hinterende des Endostyls verfolgen und zwar bis an die Stelle, an welcher der hintere Blindsack entspringt. Hier setzt es sich direct in einen der beiden dorsalen Flimmerstreifen des Endostyls fort; bei *Fragaroides aurantiacum* z. B. in den rechtsseitigen. Die Retropharyngealrinne führt demnach an ihrem ventralen Ende in die Hypobranchialrinne hinein.

b) Etwas complicirter ist der Bau des Retropharyngealbandes bei *Ciona intestinalis* und wahrscheinlich noch vielen anderen Monascidien. Hier treten zwei parallel verlaufende Flimmerkämme auf, die zwischen sich eine tiefe Rinne entstehen lassen. Diese Retropharyngealrinne ist von sehr ansehnlicher Länge und stellt, wie auf dem vorher beschriebenen Stadium, einen Verbindungsweg zwischen Oesophagus und Endostylrinne dar. Was bei *Ciona* sofort auffällt, ist der sehr verschiedene Ausbildungsgrad der beiden Flimmerkämme (Fig. 14, Taf. XIX). Der rechte, den wir oben bei *Fragaroides* nur allein entwickelt fanden, ist von ansehnlicher Breite und von hohen cylindrischen Flimmerzellen gebildet (Fig. 15 *A*, Taf. XIX). Der linke ist viel schmäler und unansehnlicher; nach Roule sollen ihm Wimpern durchaus fehlen, in besonders gut ausgefallenen Schnitten habe ich aber Andeutungen einer Bewimperung zu erkennen

*) Lacaze-Duthiers bezeichnete allerdings, wie bereits oben (p. 350) bemerkt wurde, mit Raphé postérieur die Dorsalfalte.

gemeint (Fig. 15 *B*, Taf. XIX). Jeder Flimmerkamm geht in eines der beiden dorsalen Flimmerbänder des Endostyls über.

c) Bei vielen Monascidien, den meisten Cynthien, bei *Clavelina* etc. sind die beiden Flimmerkämme des Retropharyngealbandes ganz oder doch wenigstens nahezu gleichartig ausgebildet. Bei *Clavelina* ist die Rinne nur äusserst kurz, aber von sehr bedeutender Tiefe (Textfigur 79 *D*). Es ergiebt sich das daraus, dass die beiden mächtigen Flimmerkämme nicht nur Fortsetzungen der dorsalen Flimmerbänder des Endostyls sind, sondern auch der dorsalen Drüsenstreifen und, wie ich glaube, der mittleren Flimmerbänder, welche alle im Bereiche der Retropharyngealrinne ihren histologischen Charakter etwas verändern. Bei *Clavelina* tritt noch hinzu eine recht umfangreiche Verdickung des Epithels im ganzen Umkreis des Oesophaguseingangs bei gleichzeitiger Ringfaltenbildung (Periösophagealband) in der Hinterwand (vgl. hier Textfigur 79 *D* mit Textfigur 71 auf p. 343).

Im Gegensatz zu *Clavelina* sehen wir sonst in der Regel (z. B. *Cynthia morus, Microcosmus vulgaris*) das Retropharyngealband von ziemlich ansehnlicher Länge; es lässt sich aber aus den Angaben der Autoren fast niemals entnehmen, wie der feinere Bau des Gebildes sich verhält, insbesondere nicht erkennen, welche Theile des Endostyls sich direct in das Band fortsetzen. In den älteren Arbeiten erklärt sich dieser Mangel zur Genüge aus den unvollkommeneren Untersuchungsmethoden, die es nicht gestatteten, durch das Organ vollständige Schnittserien zu legen.

So beschrieb denn auch Lacaze-Duthiers (1874) zuerst das Retropharyngealband bei seiner *Anurella roscovita* und später (1877) bei mehreren *Molgula*- und *Ctenicella*-Arten lediglich als ein „filet descendant du méridien antérieur“ (du raphé antérieur d. h. des Endostyls). Bei *Anurella* (vgl. Textfigur 80) und anderen sollte dieser Strang dadurch entstehen, dass die beiden Lippen des Endostyls (= dorsale Flimmerbänder?) hinten zu einer einheitlichen unpaaren Falte sich vereinigen, die bis zum Oesophagealmund sich erstreckt. Da aber Schnitte durch die Hinterwand des Kiemendarmes nicht geführt werden konnten, ist es nicht unwahrscheinlich, dass auch hier überall zwei dicht neben einander verlaufende Flimmerkämme vorkommen möchten, die eine Retropharyngealrinne zwischen sich einschliessen. Sollte es sich aber herausstellen, dass hier in der That nur ein einziger Flimmerkamm auf der Hinterwand verläuft, so würden diese Formen denen ähnlich sein, die den oben (p. 365) beschriebenen Typus a) der Synascidien darstellen. Nur würde immerhin der wichtige Unterschied bestehen, dass das Retropharyngealband bei den Synascidien als eine einseitige asymmetrische Bildung entsteht, indem es die Fortsetzung nur eines dorsalen Flimmerbandes des Endostyls ist, während es bei den Molguliden nach der oben mitgetheilten Darstellung Lacaze-Duthiers' aus beiden Flimmerbänden hervorgeht, die sich zu einem medianen unpaaren Organ vereinigen. Aus einer ähnlichen Vereinigung der seitlichen dorsalen Endostyltheile zu einem

unpaarigen medianen Strang scheint auch bei *Stolonica aggregata* und *Heterocarpa glomerata* das an der hinteren Kiemendarmwand verlaufende Gebilde hervorzugehen, das Lacaze-Duthiers und Delage dem Endostyl zurechnen. In einer solchen Verschmelzung müssten wir die Fortsetzung eines phylogenetischen Processes erblicken, dessen frühere Stadien durch *Ciona-* und *Clavelina-* ähnliche Stufen repräsentirt würden.

d) Lacaze-Duthiers hat sowohl in den eben beschriebenen Fällen bei Molguliden wie auch in seinem letzten mit Delage gemeinsam verfassten Werk über die Cynthien (1892) das Retropharyngealband als ein besonderes Organ nicht anerkannt, sondern hat es ohne Weiteres dem Endostyl zugerechnet. Dieser letztere würde demnach bis in die nächste Nähe des Oesophaguseingangs heranreichen.

Wenn nun auch eine solche Auffassung für die bisher von mir hier behandelten Formen nicht zutreffend ist, bleibt doch zu untersuchen, ob sie nicht für andere Ascidien Gültigkeit hat. Bereits bei *Clavelina* sahen wir das Retropharyngealband sehr stark verkürzt und überdies als eine directe Fortsetzung nicht nur der dorsalen Flimmerbänder, sondern eines grösseren Theiles des Endostyls auftreten, und es liegt daher durchaus im Bereich der Möglichkeit, dass gelegentlich der Endostyl mit allen seinen Theilen über die Hinterwand des Kiemendarmes sich ausbreitet. Das Retropharyngealband würde dann von dem Endostyl nicht abzugrenzen sein.

Auf ein solches Vorkommen weisen sowohl die Beschreibungen als auch die augenscheinlich mit grosser Naturtreue ausgeführten Abbildungen hin, die Lacaze-Duthiers und Delage für mehrere Cynthien veröffentlicht haben. Bei *Microcosmus spinosus*, *Styela variabilis*, *Styelopsis grossularia*, *Polycarpa varians*, *Pol. tuberosa*, *P. rustica*, *P. comata* und vielen anderen scheint ein Retropharyngealband ganz zu fehlen, und der Endostyl tritt von der Ventralseite her oft bis unmittelbar zum Oesophagealmund heran. Ebenso ist es nach Kupffer's Angaben bei *Pelonaea*, und ähnlich verhält es sich auch bei *Cynthia sigillata*, nur dass hier das hinterste Endostylende nicht von der ventralen Seite, sondern von links her in den Oesophagus einmündet.

Bei allen jenen Cynthien aber würde es sich ebenso wie bei den oben erwähnten Molguliden wohl der Mühe lohnen, an Schnittserien festzustellen, ob nicht das von Lacaze-Duthiers und Delage als Hinterende des Endostyls aufgefasste Gebilde von dem vorderen Abschnitt sich wesentlich unterscheidet und die Deutung als Retropharyngealband gerechtfertigt wäre.

Der **Verlauf** des Retropharyngealbandes ist durch die Beschaffenheit der Hinterwand des Kiemendarmes bestimmt. Gewöhnlich erstreckt sich das Band in der Medianebene vom Endostyl bis zur Oesophagealregion; häufig liegt es nur der Mittelebene nahe, seltener von ihr weiter entfernt, auffallend asymmetrisch. Ueber die Beziehungen des Dorsalendes zum Oesophagealmund wird im folgenden Abschnitt berichtet werden, und es genügt

daher, an dieser Stelle nur auf einen wichtigen Unterschied hinzuweisen, den der Verlauf des Organs bei einigen verschiedenen Arten und Gattungen der Molguliden erkennen lässt. Die Verschiedenheit bezieht sich auf das Verhalten des Retropharyngealbandes zu den hinteren Enden der Kiemendarmfalten.

Als das ursprünglichere Verhalten möchte ich das betrachten, bei welchem das Retropharyngealband einen höheren Grad der Selbständig-

Fig. 80 und 81.

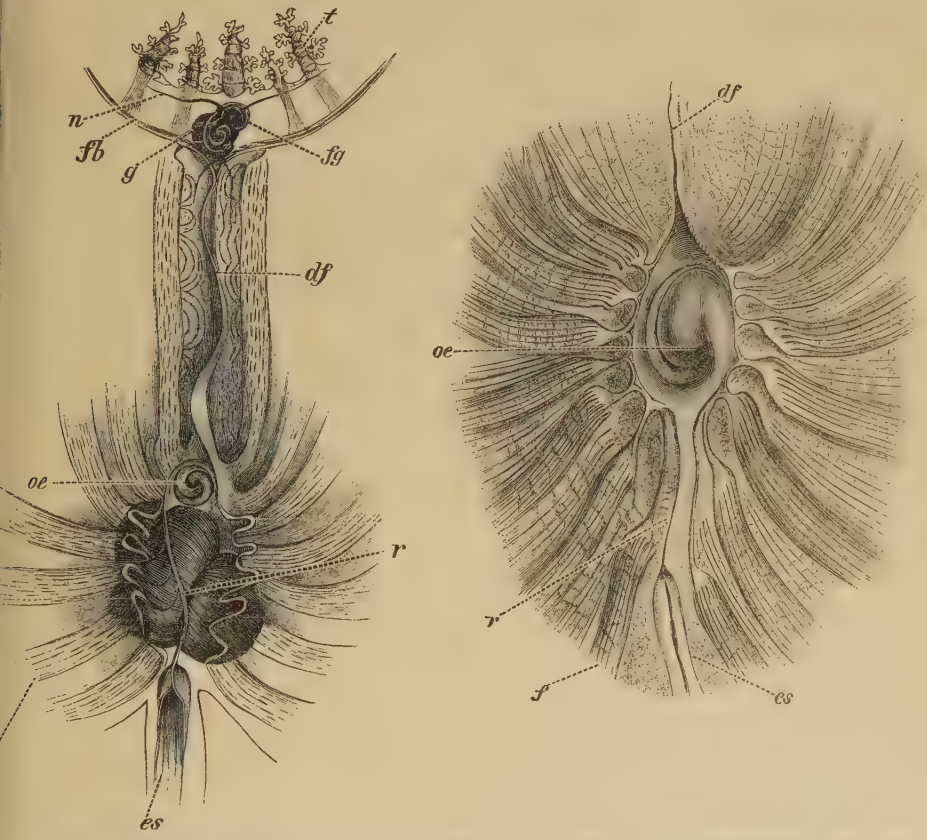


Fig. 80. Dorsale und hintere Wand des Kiemendarmes und die benachbarten Regionen einer *Anurella roscovita* Lac. von innen gesehen. (Nach Lacaze-Duthiers.)

Fig. 81. Dieselben Regionen einer *Ctenicella* (*Molgula*) *appendiculata* Hell. von innen betrachtet. (Nach Lacaze-Duthiers.)

df = Dorsalfalte; *es* = Endostyl; *f* = Falten des Kiemendarms; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *n* = Nervenstamm; *oe* = Oesophaguseingang; *r* = Retropharyngealband; *t* = Mundtentakel.

keit und Unabhängigkeit von den hinteren Seitentheilen des Kiemendarmes bewahrt. Wie Textfigur 80 für *Anurella roscovita* zeigt, verläuft das Band fast auf seiner gesammten Länge ziemlich in der Mitte der kiemenspaltenfreien Hinterwand; links scheint es vollkommen unabhängig

von anderen bewimperten Theilen des Kiemendarmes zu sein, rechts ist jedenfalls höchstens im Bereiche der beiden dorsalen Kiemenfalten ein innigerer Zusammenhang vorhanden, während die ventralen Falten entweder gar nicht oder mit sehr fein zugespitzten Enden bis zu ihm heranreichen. Bei anderen Formen (*Ctenicella appendiculata, Ct. morgatae, Molgula socialis, M. ampulloides* und andere) bleiben links die gleichen Erscheinungen bestehen, während rechts der Zusammenhang des Retropharyngealbandes mit den Kiemenfaltenenden sich immer inniger gestaltet, indem das Band sich continuirlich, ohne jede schärfere Grenze, in den die Faltenenden verbindenden horizontalen Flimmerwulst fortsetzt, beziehungsweise die Faltenköpfe in sich aufnimmt (vgl. Textfigur 81).

Physiologische Bedeutung. Die physiologische Bedeutung des Retropharyngealbandes ergiebt sich aus dem, was oben bereits über die Functionen des Endostyls und der Dorsalfalte berichtet worden ist. Da nicht alle von den Kiemendarmwandungen secernirten Schleimmassen die Dorsalfalte entlang hinabgleiten, sondern Schleimfäden auch an den Seiten der Kiemendarmwand nach hinten zu sich begeben und selbst am hinteren Endostylende austreten, sammeln sich die zur Ueberführung in den Oesophagus bestimmten Drüsensecrete im ganzen Bereiche der Hinterwand an. Die Hauptmasse findet sich allerdings am Ende der Dorsalfalte, dorsal vom Oesophagealeingang, aber auch die ventral zur Ablagerung gelangten Secrete sind erheblich genug, um die Entwicklung einer bewimperten Rinne oder eines Flimmerkammes zu erklären, denen die Aufgabe zufällt, den Schleim dorsalwärts zu bewegen und in den Verdauungstractus gelangen zu lassen.

6. Die Region des Oesophaguseingangs.

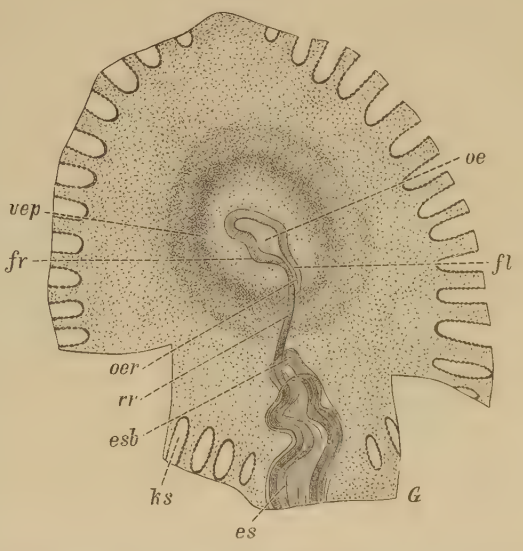
Die hintere Kiemendarmwand wird, wie oben bereits erwähnt wurde, vom Oesophaguseingang durchbohrt. Im unmittelbaren Umkreise desselben bieten das Epithel der Wand und das Retropharyngealband einige Besonderheiten, die im vorhergehenden Abschnitte nicht ausdrücklich hervorgehoben werden konnten und daher hier noch eine zusammenfassende Besprechung finden müssen.

Eine scharfe Abgrenzung dieser Region gegen den umgebenden Theil der hinteren Kiemendarmwand lässt sich allerdings nicht feststellen, und so nennen denn Lacaze-Duthiers und Delage bei Cynthideen meist die gesammte Hinterwand der Kieme „aire oesophagienne". Da, wo die Gesammtausdehnung der Hinterwand nur sehr wenig umfangreich ist, wird in der That die Unterscheidung einer besonderen, den Oesophaguseingang umschliessenden Zone zumeist kaum von Vortheil erscheinen; wo sie dagegen beträchtlicher ist und die Perforationsstelle nur eine verhältnissmässig kleine Lücke im Epithel bildet, tritt die Eigenart dieser Region schärfer hervor.

In der Regel erhebt sich im Umkreise des Oesophaguseingangs das verdickte Kiemendarmepithel zu einem sehr verschieden gestalteten, oft

ziemlich unregelmässig geformten Wall, dessen Innenseite kraterartig und zumeist steil abfallend in den Oesophagus sich fortsetzt. Der Kraterrand wird wohl in allen Fällen von einem verschieden breiten, glatten oder gefalteten Flimmerband gebildet, das, wenn auch nicht immer in seinem ganzen Umfang, so doch meist zum grössten Theil, als eine directe Fortsetzung des Retropharyngealbandes sich erweist und hier als Periösophagealband bezeichnet werden soll. Im einfachsten Fall, den zuerst Maurice für *Fragaroides* beschrieb, den ich bei mehreren anderen Synascidien (*Botryllus, Botrylloides*) wiederfand und der vielleicht sehr weit verbreitet vorkommen dürfte, erscheint das periösophageale Flimmerband etwa in der Form eines länglichen Hufeisens, dessen offene, einander stark genäherte Schenkelenden gegen die Ventralseite zu gerichtet sind, während dorsal und lateral der Oesophaguseingang vollständig von ihnen umfasst wird. Da bei diesen Arten das Retropharyngealband nur aus einem Flimmerkamm besteht, kann nur ein Schenkel des periösophagealen Bandes in diesen sich fortsetzen, während der andere mit freiem sich verjüngendem Ende aufhört. Bei *Fragaroides* liegt die frei endigende Spitze links, während rechts die Verbindung mit dem Retropharyngealband besteht (Textfig. 82). Die neben diesem Flimmerband verlaufende Rinne, die mit ihrem ventralen Ende aus der Endostylfurche entspringt, führt dorsalwärts in den Oesophagus hinein. Im Gegensatze zum ventralen Abschnitt der Rinne wird der dorsale auf beiden Seiten, rechts und links, von einem Flimmerkamm begrenzt, da hier bereits das Periösophagealband sich ausbreitet.

Fig. 82.



Hinterwand des Kiemendarmes und die benachbarten Regionen von *Fragaroides aurantiacum* Maur. (Nach Maurice.) $^{27}/_{1}$.

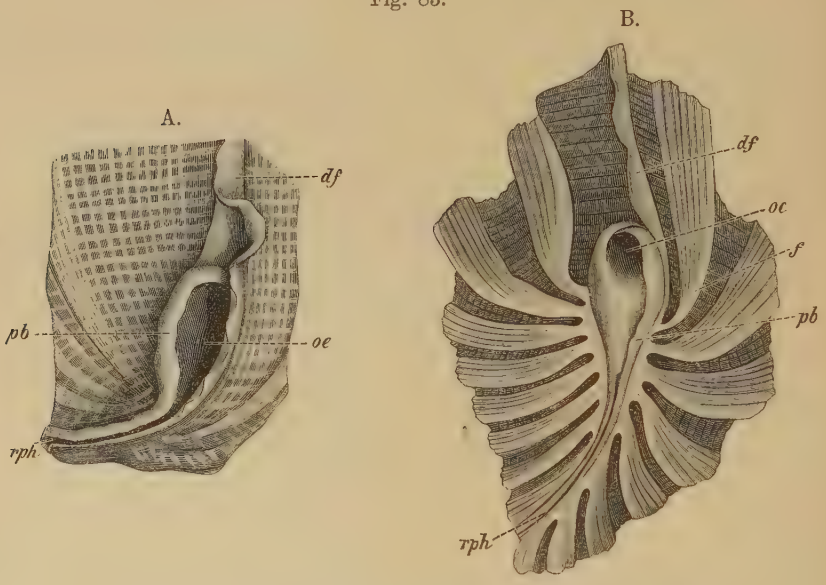
es = Endostyl; *esb* = Blindende des Endostyls; *fl* = linksseitiges Flimmerband am Oesophaguseingang; *fr* = rechtsseitiges Periösophagealband; *ks* = Kiemenspalten; *oe* = Oesophaguseingang; *oer* = Oesophagusrinne des Retropharyngealbandes; *rr* = Retropharyngealband, aus der rechten Endostylhälfte entspringend; *vep* = verdicktes Entodermepithel im Umkreise des Oesophaguseingangs.

Ob dieses einfachste Verhalten der Periösophagealregion der hinteren Kiemendarmwand auch das phylogenetisch ursprünglichste bedeutet, scheint mir nicht über jeden Zweifel erhaben zu sein. Die asymmetrische,

einseitige Ausbildung des Retropharyngealbandes, die eine freie Endigung des einen Schenkels des Periösophagealbandes bedingt, legt vielleicht auch die Auffassung nahe, dass ursprünglich ein symmetrisches Verhalten bestanden habe, dass dieses aber durch die Rückbildung eines der beiden Flimmerkämme des Retropharyngealbandes so gestört wurde, wie es das *Fragaroides*-Stadium zeigt.

Unter den Ascidien, deren Retropharyngealband aus zwei Flimmer-

Fig. 83.



A. Die Region des Oesophaguseingangs von *Styela variabilis*. $^{10}/_{1}$.

B. Dieselbe Region von *Microcosmus spinosus*. $^{6}/_{1}$. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.)

df = Dorsalfalte; *f* = Faltungen des Kiemendarms; *oe* = Oesophaguseingang; *pb* = Periösophagealband; *rph* = Retropharyngealband, beziehungsweise Endostyl.

kämmen sich zusammensetzt, besteht häufig das Verhalten, dass jeder Schenkel des Periösophagealbandes sich ventral in einen der beiden Flimmerkämme fortsetzt, so dass eine tiefe, rechts und links scharf begrenzte Rinne vom Endostyl bis zum Oesophagus verläuft. Zahlreiche Modificationen dieses Typus kommen dadurch zu Stande, dass die Schenkel des Periösophagealbandes sich sehr verschieden verhalten und zu anderen Gebilden des Kiemendarmes in Beziehung treten können. Zuweilen sind sie beide ganz gleichartig beschaffen oder doch wenigstens nahezu gleich; aber dadurch, dass die Dorsalfalte sich in dieser oder jener Weise mit dem Periösophagealbande verbindet oder auf dieses fortsetzt, zeigt diese Region einen etwas verwickelten Bau. Bei *Styela variabilis* z. B. erstreckt sich die Dorsalfalte als eine allmählich sich verflachende undulirende Membran auf den linken Schenkel, der dorsal, der Medianebene nahe, durch eine

sattelförmige Einkerbung vom rechten Theil des Periösophagealbandes getrennt*) erscheint (vgl. Textfig. 83 A). Häufig sind die beiden Schenkel recht ungleich ausgebildet, und zwar ist es wohl öfters der rechte, der durch bedeutendere Dicke und geschweifte Form gegenüber dem linken auffällt (*Microcosmus spinosus*, *Polycarpa varians*, *Cynthia morus*, sociale Form der *Styelopsis grossularia* und ganz besonders *Forbesella tesselata*) als umgekehrt (*Polycarpa comata*). Auch in diesen Fällen zeigt sich das Verhalten des Periösophagealbandes zum hinteren Ende der Dorsalfalte variabel, indem diese letztere entweder auf jenes Band sich fortsetzt oder seitlich von ihm verläuft (vgl. Textfig. 83 B), oder endlich noch vor ihm aufhört.

Zuweilen lässt sich feststellen, dass trotz des Vorhandenseins von zwei Flimmerkämmen im Retropharyngealband dennoch nur einer davon sich direct in das Periösophagealband fortsetzt. So ist es z. B. bei der Solitärform der *Styelopsis grossularia* der Fall, bei der nur der rechte Schenkel des Periösophagealbandes in den rechten Flimmerkamm des Retropharyngealbandes beziehungsweise den Endostyl übergeht, während der linke frei endigt, da auf dieser Seite das Ende der Dorsalfalte sich mit dem Retropharyngealband verbindet (Lacaze-Duthiers und Delage). Auch das Verhalten bei *Polycarpa tenera* wäre ich geneigt, in einer ähnlichen Weise zu deuten, indem ich lediglich auf die Abbildungen mich stütze, die die letztgenannten Autoren geben, allerdings aber in einer anderen Weise auffassen.

Ein abweichendes Verhalten der Region des Oesophaguseingangs wird dadurch bedingt, dass Retropharyngealband und Periösophagealband zwar beide wohl entwickelt sind, sich aber in hohem Maasse selbständig und unabhängig von einander erhalten. So zeigt z. B. bei *Cynthia sigillata* das Periösophagealband die oben bereits beschriebene eigenthümliche Form und Lagerung, während das Retropharyngealband zunächst links von ihm bis ungefähr zu dessen Mitte hinzieht, um hier im Bogen nach innen sich zu wenden und, über das Periösophagealband hinwegsetzend, in den Oesophagus einzutreten. —

Obwohl die ösophageale Region des hinteren Kiemendarms auch bei den verschiedenen Individuen einer Art mancherlei kleinere oder grössere Verschiedenheiten aufweisen kann, darf man sie doch im Allgemeinen als ein wichtiges Merkmal der Species betrachten. Allerdings fehlt zu allermeist in den Artdiagnosen jeder Hinweis auf die Beschaffenheit dieser Region. Die Feststellung individueller Variationen gestaltet sich deshalb überall ziemlich schwierig, weil das Aussehen dieser ganzen

*) Während hier die Trennung des Periösophagealbandes in eine rechte und linke Lippe nur schwach angedeutet ist, erscheint sie in anderen Fällen durch einen tiefen Spalt vollkommen erreicht. Bei *Cynthia sigillata* besteht eigenthümlicher Weise nur dieser dorsale Spalt, während ventral das Periösophagealband in einem breiten Bogen geschlossen ist; es ist also auch hier das Organ hufeisenförmig, nur dass, umgekehrt als gewöhnlich, die offenen Schenkel dorsalwärts und nach vorn gerichtet sind.

Region bei verschiedenen Contractionszuständen des Thieres recht erheblich wechselt. Am conservirten Material lässt es sich dann zuweilen überhaupt nicht entscheiden, welcher Fall vorliegt, ob die abweichende Gestalt nur durch Contraction des Thieres bedingt ist oder eine Verschiedenheit des Baues bedeutet.

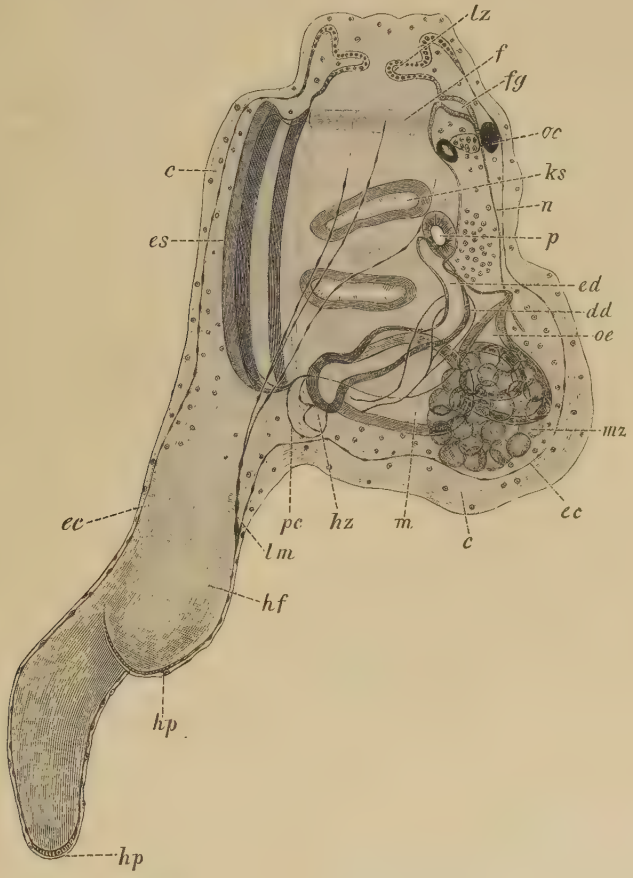
7. Die Kiemen.

Weitaus die umfangreichsten Theile des Kiemendarmes sind die Seitenwände; sie sind zu einem respiratorischen Organ umgebildet, und diese physiologische Bedeutung ist es, die dem gesammten vorderen Darmabschnitt den Namen verliehen hat. Während alle anderen bisher behandelten Abschnitte des Kiemendarmes durchaus selbständig die ihnen eigenthümlichen Functionen erlangt haben, indem lediglich ihre entodermalen Wandungen in bestimmten Weisen histologisch sich differenzirten, konnten die Seitenwände nur dadurch zu so vollkommenen Kiemen sich gestalten, dass sie mit den inneren ektodermalen Wänden der Peribranchialräume in innigste Verbindung traten. Wie bereits oben (p. 162) kurz angedeutet worden ist, legen sich die medialen Wände beider Peribranchialräume jederseits dem entodermalen Kiemendarm an, um ihn bis auf einen medianen Ventralstreifen im Bereiche des Endostyls, der frei bleibt, vollständig zu umwachsen (vgl. hier die Abbildungen auf Taf. VII). So wird die Kiemenwand zu einem zweischichtigen Gebilde, das aussen vom ektodermalen Peribranchialepithel, innen vom entodermalen Kiemendarmepithel bekleidet ist, während zwischen beiden Schichten in dem auf die primäre Leibeshöhle zurückbeziehbaren Raum Bindegewebe und Bluträume sich finden.

Die vergleichend anatomische Betrachtung der völlig entwickelten Ascidien lehrt uns eine lange Reihe verschiedener Ausbildungsstufen des Respirationsorganes kennen, die mit sehr einfachen Formzuständen anhebt und, durch lückenlose Zwischenformen hindurch, bis zu höchst verwickelten Endstadien führt. So einfach sich aber auch der Bau der niedersten Kiemenformen bei den Ascidien erweist, so besteht doch eine recht weite Lücke zwischen diesen und den Appendicularien. Bei den Copelaten bleiben die Kiemendarmwandungen noch frei, da die den Peribranchialräumen vergleichbaren Spiracularhöhlen verhältnissmässig viel weniger umfangreich erscheinen und daher nicht im Stande sind, den vorderen Darmabschnitt zu umwachsen und sich zu vereinigen. Aus diesem Grunde tritt denn auch jederseits nur eine einzige Kiemenspalte (Spiraculum) auf, welche das Kiemendarmlumen mit der Spiracularhöhle in Verbindung setzt; jede der beiden Spiracularhöhlen mündet selbständig durch eine besondere Oeffnung ventral und seitlich an der ektodermalen Leibeswand nach aussen. Die einfachste Ascidienkieme besitzt dagegen im völlig erwachsenen Thier bereits stets eine grössere Zahl in mindestens drei Reihen angeordneter Kiemenspalten, die in wohl entwickelte Peri-

branchialräume führen. Diese letzteren münden nicht mehr getrennt rechts und links nach aussen, sondern vereinigen sich stets dorsal zum unpaaren Cloakenraum, den die Egestionsöffnung mit der Aussenwelt in Verbindung setzt.

Fig. 84.

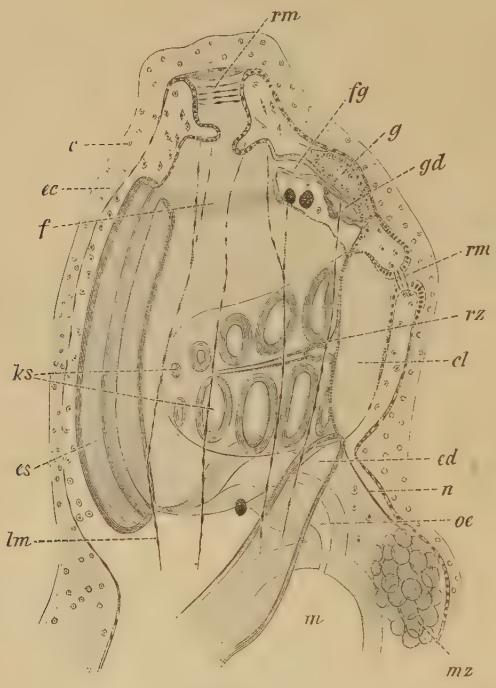


Junge festsitzende Larve von *Ciona intestinalis* von links gesehen. $^{175}/_{1}$.
c = äusserer Cellulosemantel; *dd* = darmumspinnende Drüse; *ec* = ektodermales Hautepithel; *ed* = Enddarm; *es* = Endostyl; *f* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *hf* = Haftfortsatz; *hp* = Haftpapillen; *hz* = Herz; *ks* = Kiemenspalten; *lm* = Längsmuskeln; *lz* = Lippenzapfen; *m* = Magen; *mz* = mesodermale Zellgruppe, aus dem eingezogenen Ruderschwanz entstanden; *n* = Nervenstrang; *oc* = rückgebildetes Auge der freischwimmenden Larve; *oe* = Oesophagus; *p* = Peribranchialeinstülpung; *pc* = Pericardium.

Ursprünglichere, unmittelbar an das Verhalten bei den Appendicularien sich anschliessende Formen der Kieme weist dagegen die ontogenetische Entwicklung der Ascidien auf. In jungen Embryonen finden sich zwei rechts und zwei links selbständig auftretende Peribranchialeinstülpungen des Ektoderms, die durchaus den beiden Spiracularhöhlen

der Appendicularien entsprechen (Fig. 2, Taf. VII). Wie diese münden auch die beiden Peribranchialbläschen jedes gesondert nach aussen, während nach innen zu zunächst nur eine Kiemenspalte jederseits in den vorderen Darmabschnitt durchbricht. Es scheint aber, dass dieses Stadium überall nur sehr kurze Zeit währt und sofort auf die Bildung der ersten Spalte die der zweiten und späteren nachfolgt. Dagegen hat man bei vielen Embryonen und Larven beobachtet (*Clavelina lepadiformis, Ciona intestinalis, Molgula ampulloides, M. macrosiphonica*), dass jederseits zwei hinter einander gelegene primäre Spalten etwas längere Zeit bestehen können (Textfigur 84 zeigt ein solches Stadium von *Ciona intestinalis* bei seitlicher Betrachtung der Larve, Fig. 4, Taf. VII stellt einen frontalen Längsschnitt durch eine gleich alte Larve dar).

Fig. 85.



Vorderleib einer festsitzenden Larve von *Clavelina lepadiformis*. $^{145}/_{1}$.

c = äusserer Cellulosemantel; *cl* = Cloakenhöhle; *ec* = ektodermales Hautepithel; *f* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *gd* = Neuraldrüse; *ks* = Kiemenspalten; *lm* = Längsmuskeln; *m* = Magen; *mz* = mesodermale, aus dem rückgebildeten Ruderschwanz hervorgegangene Zellmasse; *n* = dorsaler Nervenstrang; *oe* = Oesophagus; *rm* = Ringmuskeln an den beiden Körperöffnungen; *rz* = Rückenzapfen.

Auch ein folgendes Stadium der phylogenetischen Kiemenentwicklung ist bei den voll entwickelten Ascidien nicht mehr nachweisbar, zeigt sich aber in der Ontogenie bei Larvenformen noch deutlich erhalten. Statt der beiden Spalten finden wir nämlich auf einer höheren Entwicklungsstufe jederseits zwei Reihen Kiemenspalten, eine vordere und eine hintere. Genauer beschrieben ist dieses Verhalten bei jungen festsitzenden Larven der *Clavelina*. Die ältesten Kiemenspalten finden sich da in jeder Reihe dorsal, während ventral zu die jüngeren in bestimmter Altersfolge angeordnet sind und dementsprechend an Grösse abnehmen. Nahe beim Endostyl sieht man die Kiemenspaltenbildung sich vorbereiten (vgl. Textfig. 85). Da aber sehr bald neue Spalten auch zwischen den älteren entstehen, wird diese Regelmässigkeit rasch gestört. Soviel mir bekannt ist, werden bei allen Ascidien, die ihre volle Grösse

erreicht und ihre Entwicklung vollendet haben, stets mehr als zwei Kiemenspaltenreihen angetroffen. Bemerkenswerth ist, das Milne Edwards (1842) eine kleine Clavellinide als *Clavelina pumilio* beschrieben hatte, die durch zwei Kiemenspaltenreihen ausgezeichnet sein sollte; sie wurde aber später von Seeliger (1884) als die Jugendform einer anderen *Clavelina* erkannt.

An dieses Embryonalstadium schliessen sich unmittelbar die einfachsten Kiemenformen der Synascidien, die nur durch drei Spaltenreihen ausgezeichnet sind und, wie eben erwähnt wurde, durch Reihen continuirlicher Zwischenstadien zu den complicirtesten Endformen der grossen Monascidien hinüberführen. Ausser den Kiemenspalten, deren Zahl, Form und Grösse in der mannigfachsten Weise sich veränderlich zeigen, treten eine ganze Reihe neuer, durch sehr verschiedenartige Faltungen der Kiemenwandungen entstehende Gebilde auf. Es wird weiter unten der Nachweis geführt werden, dass manche dieser Gebilde, obwohl sie doch morphologisch durchaus gleichwerthig zu sein scheinen, an denselben Stellen im Kiemendarm auftreten und in ganz übereinstimmender Weise sich bilden, in verschiedenen Gruppen der Ascidien selbständig und unabhängig von einander sich entwickelt haben. Die phylogenetische Entwicklung der Ascidienkieme lässt sich daher nicht dadurch reconstruiren, dass man verschiedene Ausbildungsstufen des Organs, wie sie die vergleichend anatomische Betrachtung uns zeigt, zu einer Reihe neben einander ordnet. Der Entwicklungsgang war vielmehr ein complicirterer und nicht immer ein auf Vervollkommnung des Organs gerichteter. Während in der einen Gruppe ein bestimmter Abschnitt der Kieme immer vollkommener sich gestaltete, ein benachbarter aber in seiner phylogenetischen Entwicklung stehen blieb oder sogar eine Rückbildung erfuhr, hat sich in einer anderen Ascidienabtheilung der Vorgang gerade in einer entgegengesetzten Weise vollzogen.

Darnach erscheint es mir am zweckmässigsten zu sein, bei der Behandlung des Baues der Kieme in der Weise zu verfahren, dass ich die verschiedenen an der Kiemenwand auftretenden Gebilde der Reihe nach in besonderen Abschnitten bespreche und nachweise, wie sie sich in den verschiedenen Ascidiengruppen entwickelt haben und verhalten.

Dabei werden zu unterscheiden sein die von den Spalten durchbrochene zweischichtige Kiemenwand selbst und die erst später auftretenden Faltungen und Fortsätze aller Art, die lediglich das innere entodermale Epithel der Kieme betreffen. Die erstere wird von französischen Autoren als „trame fondamentale“ bezeichnet und soll hier „primäres Gitterwerk der Kieme“ oder „primäre Kiemenwand“ genannt werden; sie erscheint bei fast allen Synascidien und zahlreichen Monascidien glatt ausgespannt und stellt im einfachsten Fall das gesammte respiratorische Organ dar. In mehreren Ascidiengruppen erhebt sich aber die primäre Kiemenwand, und zumeist auch gleichzeitig die von ihr aus entstandenen secundären Gebilde, zu ganz bestimmt angeordneten Falten,

die für die Systematik von grosser Wichtigkeit sind. In erster Linie wird das Aussehen der primären Kiemenwand durch die Kiemenspalten bestimmt, und zwar sind sowohl Grösse und Form wie Zahl und Vertheilung der Spalten von Bedeutung. Durch das Auftreten der Kiemenspalten wird die primäre Kiemenwand zu einem Gitterwerk verwandelt, in dessen Quer- und Längsstäben Blutbahnen verlaufen.

Die secundären am Entodermepithel der primären Wand auftretenden Bildungen lassen sich im Wesentlichen unterscheiden als quer oder längs verlaufende Faltungen, die als innere Längsgefässe und innere Quergefässe resp. Flimmerreifen bekannt sind, und als papillenförmige Erhebungen, die Kiemenpapillen oder Kiemenzapfen, die in sehr verschiedener Gestalt allenthalben an den Seitenwänden des Kiemendarms sich erheben können, so wie im Bereiche der Dorsalfalte es die Rückenzapfen thun.

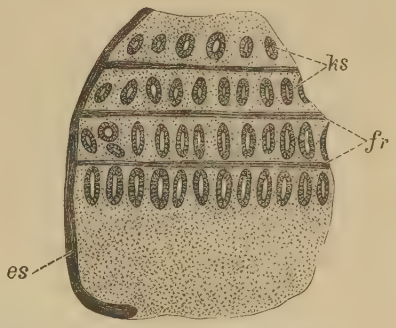
a. *Die Kiemenspalten.*

Die Kiemenspalten (boutonnières ou stigmates branchiaux H. Milne Edwards' und P. J. Van Beneden's, trémas Lacaze-Duthiers', stomates, fentes branchiales der französischen, „stigmata" der englischen Autoren) finden sich zumeist an allen Stellen der seitlichen Kiemendarmwandungen, so dass das primäre Gitterwerk der Kieme, das durch sie hervorgerufen wird, sehr umfangreich erscheint. Seitlich vom Endostyl bleibt stets rechts und links eine schmale kiemenspaltenfreie Zone bestehen, die man zumeist mit gutem Grund der Ventralwand des Kiemendarms zurechnen kann. Zuweilen, z. B. *Cynthia*, sieht man in Folge der oben (p. 348) bereits erörterten Lage der Hypobranchialrinne in einem Bindegewebsseptum diese Zone ziemlich ansehnlich ausgedehnt. Doch muss man, um sich von diesem Verhalten zu überzeugen, Querschnitte zu Hilfe nehmen (vgl. Textfig. 72 auf p. 347), denn bei seitlicher Betrachtung der ganzen Thiere hat es den Anschein, als ob die Spaltenregion sich unmittelbar bis zum Endostyl erstrecken möchte. Eine verhältnissmässig sehr ansehnliche $1^1/_2$—2 mm breite spaltenlose Zone findet sich neben dem Endostyl bei *Eugyra arenosa*, deren Gesammtgrösse zwischen 10 und 15 mm schwankt (Kupffer), und ähnlich verhält sich auch *Amaroucium astracoides* Sluit. Hier wird man die undurchbrochene Region nicht mehr ganz zur Ventralwand, sondern theilweise wenigstens zu den Seitenwänden zu rechnen haben. Bei *Leptoclinum Edwardsi* fehlen im gesammten hintersten Drittel des Kiemendarms die Spalten; wären sie hier in der gleichen Weise zum Durchbruch gelangt wie vorn, so würden statt der vier Kiemenspaltenreihen sechs vorhanden sein (vgl. umstehende Textfig. 86). Auch bei *Didemnum graphicum* Lahille ist der hinterste Abschnitt des Kiemendarms spaltenlos; es wäre hier zur Entwicklung einer vierten Spaltenreihe vollständig ausreichender Raum vorhanden. Bei *Colella* soll nach Caullery ein dreieckiges spalten-

freies Feld dadurch entstehen, dass die beiden letzten Spaltenreihen, die dritte und vierte, jederseits ventral in der Nähe des Endostyls weit nach vorn und hinten zu auseinander weichen.

Form und Grösse der Kiemenspalten. Weitaus die verbreitetste Form der Kiemenspalten ist die länglich schlitzförmige; zahlreiche Abbildungen der Tafel XX zeigen sie, und in dem die Systematik der Ascidien behandelnden Abschnitt werden Darstellung und Textfiguren lehren, wie vorherrschend diese Spaltenform namentlich bei Synascidien vorkommt. Fast immer verlaufen die Schlitze genau oder doch nahezu parallel zur Längsaxe des Thieres resp. des Kiemendarmes, zuweilen sind sie mehr oder minder auffallend schräg gestellt, und sehr selten stehen sie senkrecht zur Längsaxe, genau transversal gerichtet (z. B. *Boltenia elegans*, *Cynthia villosa* Stimp., *Cynthia echinata*). Fast ausnahmslos sind die beiden Schmalseiten der schlitzförmigen Kiemenspalte stark bogenförmig ausgebuchtet. Selten erscheinen sie gradlinig und die gesammte Spaltenform daher rechteckig, mehr oder minder langgestreckt (*Corellascidia*). Auch bei einer Anzahl anderer Gattungen finden sich rechteckige Perforationen, die indessen von Herdman nicht den echten Kiemenspalten homolog erachtet werden (vgl. unten p. 380). Ontogenetisch entstehen die schlitzförmigen Kiemenspalten fast immer aus winzigen kreisförmigen Perforationen, die unter Veränderung ihrer Form und Zunahme an Grösse erst später ihr definitives Aussehen gewinnen. Zeitlebens bleiben solche embryonale kreisförmige Oeffnungen bestehen bei *Psammaplidium obesum*, *Goodsiria placenta*, *Distoma decratum* Sluit., *Aplidium despectum* Herd. und anderen. Bei *Hypobythius* finden sich neben den winzigen kreisförmigen Spalten zahlreiche unregelmässig gestaltete Perforationen, die ihrer sehr geringen Grösse wegen ebenfalls den Eindruck embryonaler Bildungen machen. Oft erscheinen die Spalten nicht als typisch ausgeprägte Längsschlitze, sondern sie behalten trotz ihrer bedeutenderen Grösse eine mehr kreisähnliche oder ovale Form. Zuweilen ist die elliptische Form mehr oder minder auffallend gestört und durch eine nierenähnliche vertreten. Bei *Pelonaea corrugata* treffen wir ovale und nierenförmige Spalten in einer Reihe neben einander an.

Fig. 86.



Kiemenkorb von *Leptoclinum Edwardsi* von links gesehen. $^{230}/_{1}$. (Nach Herdman.) *es* = Endostyl; *fr* = horizontale innere Längsgefässe resp. Flimmerreifen; *ks* = Kiemenspalten.

Sehr häufig und in der Familie der Molguliden fast ausnahmslos verbreitet finden sich gekrümmte Kiemenspalten, entweder einfach horn- und sichelförmige oder halbkreis- und spiralförmige (Fig. 14 und 15,

Taf. XX). Die Spiralspalten können zuweilen mehr als eine volle Windung bilden, und hin und wieder sieht man Abbildungen, in denen sich die Spalten so ansehnlich verlängert zeigen, dass sie mehrere Spiraltouren darstellen (Fig. 3, Taf. XX). Doch mögen dann zuweilen trennende Querbrücken übersehen worden sein. In der Regel beobachtet man neben spiral- oder sichelförmigen Spalten mehr oder minder unregelmässig gestaltete und auch in sehr verschiedenen Richtungen verlaufende schlitzförmige kleinere Perforationen, so dass recht verschiedene Spaltenformen in einer Kieme dicht benachbart neben einander vorkommen können (*Ascopera*, Fig. 13, Taf. XX, *Molgula gigantea* Fig. 15, Taf. XX).

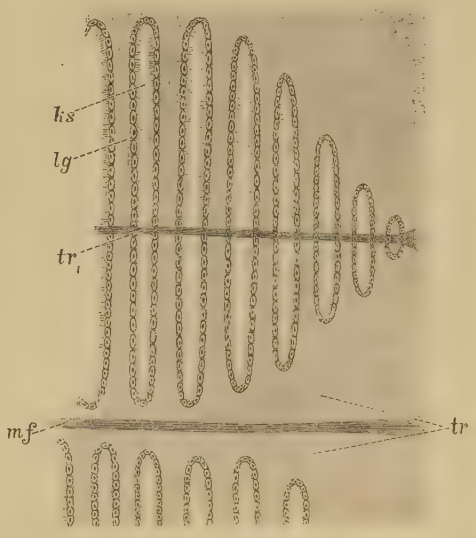
Sehr eigenthümlich erscheinen die Kiemenspalten bei *Corynascidia Suhmi* (Fig. 9, Taf. XX). Sie sind zwar zumeist ebenfalls schlitzförmig oder auch unregelmässig geformt, besitzen aber allenthalben geradlinig verlaufende Wandungen, während diese sonst an den Schmalseiten vollkommen abgerundet sind. Die Längswände verlaufen in der Regel parallel zu einander, die Schmalseiten sind aber gegen einander geneigt. Die Spalten erscheinen daher zumeist trapezähnlich gestaltet. Ihre sehr charakteristische Anordnung wird im folgenden Abschnitt (p. 385) erwähnt werden, und es wird sich da auch zeigen, dass die eigenartige Form der Kiemenspalten der *Corynascidia* nur als eine Modification der gekrümmten Spalten und Schlitze zu betrachten ist, wie sie bei den nahe verwandten Gattungen *Corella* und *Chelyosoma* vorkommen.

Bei den Gattungen *Culeolus, Fungulus, Bathyoncus* unter den Monascidien, bei *Pharyngodictyon* unter den Synascidien finden sich verhältnissmässig grosse fast immer rechteckig, zuweilen ziemlich genau quadratisch geformte Perforationen (vgl. *Culeolus Murrayi*, Fig. 10, Taf. XX). Da sie die einzigen Oeffnungen sind, die zwischen dem Kiemendarmlumen und den Peribranchialräumen bestehen, möchte es mir scheinen, dass sie durchaus den bisher besprochenen Kiemenspalten der anderen entsprechen müssten. Dagegen hat aber Herdman, und zahlreiche der hierher gehörenden Arten sind bisher überhaupt nur von ihm untersucht worden, ausdrücklich hervorgehoben, dass, wie weiter unten noch erwähnt werden wird, ein solcher Vergleich nicht zutreffend ist, da die gesammte primäre Kiemenwand bei diesen Ascidien vollkommen rückgebildet sein und nur das innere Maschenwerk bestehen soll. —

Stets sind die Kiemenspalten von geringer mikroskopischer Grösse und messen selbst in der Richtung ihrer längsten Axe nur kleine Bruchtheile eines Millimeters. Aus den Textfiguren und den Abbildungen auf Taf. XX lassen sich unter Berücksichtigung der angewendeten Vergrösserungen sofort die wahren Grössen der Spalten bestimmen. Die grössten Perforationen finden sich bei *Culeolus*, wo sie zuweilen eine Länge von circa 1 mm (*Culeolus perlucidus*) erreichen. Die Grösse der Spalten ist nicht immer an allen Stellen des Kiemenkorbes die gleiche. Abgesehen davon, dass auch im erwachsenen Thier besonders an der Peripherie der Kieme und auch zwischen den alten Spalten immer noch

neue sich bilden, die erst nach und nach die volle Grösse erlangen, scheinen viele Perforationen zeitlebens auf einem mehr embryonalen Stadium zu verharren und klein zu bleiben. Spalten verschiedener Grösse können dann entweder regellos neben einander liegen (Fig. 13—15, Taf. XX und Textfig. 88 zeigen dieses Verhalten für mehrere zu verschiedenen Gruppen gehörende Ascidien), oder die grossen und kleinen Spalten zeigen eine ganz bestimmte Anordnung und Vertheilung. Gewöhnlich liegen dann die kleinen Spalten an der Peripherie jedes Kiemenblattes. Bei *Distomum deeratum* Sluiter besteht die hinterste der vier Kiemenspaltenreihen aus kleinen Perforationen, bei *Amaroucium Ritteri* Sluiter sind die Spalten hinten grösser als vorn. Eigenthümlich erscheint der Kiemenkorb der *Distaplia Vallii* Herd., indem hier (vgl. Textfig. 87) die Spalten in jeder Reihe ventral und dorsal zu ganz allmählich an Grösse abnehmen. Bei *Distoma caeruleum* Sluiter sind in der vordersten Reihe die Spalten so angeordnet, dass dorsal die grössten, ventral die kleinsten stehen, während in der zweiten Reihe umgekehrt die Grösse nach der Dorsalseite zu allmählich abnimmt. In der dritten Reihe sind alle Spalten annähernd von der gleichen Länge. Auch bei *Goodsiria placenta* findet man sehr verschieden grosse Spalten neben einander vor. Zwischen den oben erwähnten winzig kleinen Perforationen liegen andere, die um ein Mehrfaches grösser sind. Diese letzteren entstehen hier, wie Herdman (1886) angiebt, durch Verschmelzung mehrerer kleiner, und es ist meines Erachtens sehr wohl möglich, dass ein ähnlicher Vorgang auch bei der Bildung der grossen Kiemendurchbrechungen von *Culeolus*, *Fungulus*, *Bathyoncus* und *Pharyngodictyon* stattfindet.

Fig. 87.



Stück aus der Kiemenwand von *Distaplia Vallii* Herd. (Nach Herdman.) $^{330}/_{1}$.
ks = Kiemenspalten; *lg* = Längsgefässe; *mf* = Muskelfibrillen in den Quergefässen; *tr* = Quergefässe zwischen den Spaltenreihen; *tr,* = secundäre die Spalten durchsetzende Quergefässe.

Anordnung und Zahl der Kiemenspalten. a. Als die ursprünglichste Art und Weise der Anordnung der Kiemenspalten möchte ich die betrachten, bei welcher die Spalten in quer verlaufenden Reihen stehen. Bei Larven fanden wir oben (p. 376) häufig zwei Kiemenspaltenreihen entwickelt, und daran schliesst sich direct an das Stadium, das zahlreiche

Synascidien im völlig entwickelten Zustand darstellen und das durch drei Reihen länglich runder Spalten gekennzeichnet ist. Bei mehreren Ascidien (z. B. *Cystodites durus* Dr., *Distaplia magnilarva, Perophora*) beobachten wir, dass in dieser Beziehung selbst schon die freischwimmenden geschwänzten Larven ein höheres Ausbildungsstadium erkennen lassen, da die Zahl der in Bildung begriffenen Kiemenspaltenreihen eine grössere ist.

Drei Spaltenreihen finden sich gewöhnlich bei den Arten der Gattung *Didemnum*, bei *Sigillina*, bei vielen *Distoma* (*D. mucosum* Drasche, *D. Panceri* D. Valle, *D. parvum, D. rhodopyge, D. caeruleum, D. illotum, D. fuscum, D. circumvallatum, D. Laysani* Sluiter und andere), zuweilen bei *Colella* (*C. plicata* Herd.), *Amaroucium* (*A. distomoides* Herd.), *Leptoclinum* (*L. Thomsoni, L. Carpenteri* Herd.). Häufiger sind vier Kiemenspaltenreihen auf jeder Seite ausgebildet: die meisten *Leptoclinum, Julinia, Didemnoides, Diplosoma, Perophora*, mehrere *Colella* (*C. ramulosa, C. tenuicaulis* Herd.) und *Distoma, Distaplia, Cystodites* und andere. Auch für alle höheren Zahlen von Kiemenspaltenreihen lassen sich Beispiele anführen. Fünf Reihen zeigen *Colella pedunculata* Herd., *C. tenuicaulis*, zuweilen einige *Leptoclinum* (*L. fimbriatum* Herd.) und *Distoma*. Sechs Reihen scheinen ziemlich constant bei *Eucoelium* und zuweilen bei einigen *Colella* (*C. cyanea, C. claviformis*), *Aplidium* (*A. griseum* Lahille) vorzukommen; sieben finden sich bei *Circinalium*, *Chorizocormus leucophaeus* Herd., acht zählt man bei mehreren *Psammaplidium* (*Ps. lobatum* Herd., *Ps. ambiguum, Ps. stelliferum* Sluiter), *Amaroucium*, *Polyclinoides* und anderen, neun bei *Psammaplidium foliaceum* Sluiter, *Polyclinum meridianum* Sluiter und anderen Arten der zuletzt erwähnten Gattungen, zehn bis zwölf bei mehreren *Amaroucium* (*A. proliferum* M. Edw.), *Polyclinum* (*P. aurantium* Drasche), *Aplidium* (*Apl. asperum* Drasche) und vielen anderen. Schon bei manchen Synascidien steigt die Zahl der Spaltenreihen auf ungefähr 16 (*Polyclinum saturnium*, *P. cythereum* Sav.), auf 18 bis 20 (*Polyclinum hesperium* Sav., *Amaroucium torquatum* Drasche) und sogar zwei Dutzend (*Distoma adriaticum* Drasche), um bei den grossen Monascidien diese letztere Zahl noch um ein Mehrfaches zu übertreffen. Bei grösseren Thieren der *Ciona intestinalis* können über 200 und 250 Spaltenreihen entwickelt sein, und bei *Phallusia mammillata* zählt man zuweilen mehr als 500.

Die Zahl der Einzelspalten in jeder Reihe zeigt bei den verschiedenen Arten ähnliche Verschiedenheiten wie die der Reihen. Drei Spalten finden sich nur ausnahmsweise in einer Reihe, so z. B. in der hintersten bei *Distoma decratum* Sluit., vier sind dagegen viel häufiger anzutreffen (in den drei vorderen Reihen bei *Distoma decratum*, überall bei *Diplosoma pseudoleptoclinum* Drasche; öfters in der hintersten oder vordersten kürzesten Reihe, wenn in den anderen fünf oder auch mehr Spalten vorkommen, wie z. B. bei *Cystodites cretaceus* Drasche, *Didemnoides macroophorum* Dr.). Fünf Spalten zählt man bei *Diplosoma carnosum* Dr.,

Distoma mucosum Dr., *Cystodites cretaceus* Dr.; sechs bei *Distoma fuscum* und zumeist auch bei *D. parvum* Sluiter und *Didemnoides macroophorum*, bei *Diplosoma crystallinum*, *Distaplia lubrica*, *Cystodites durus* u. s. w.; sieben bis acht bei *Aplidium asperum* Dr., *Polyclinum aurantiacum* Dr., *Leptoclinum fimbriatum*, *Psammaplidium circumvallatum* Sluiter, zehn bei *Amaroucium constrictum* Sluit., *Colella plicata* Herd., zwölf bei *Colella tenuicaulis* Herd., vierzehn bis sechszehn bei *Polyclinum meridianum* Sluit., *Fragaroides*, und eine ähnliche oder noch etwas beträchtlichere Anzahl findet sich bei manchen anderen *Polyclinum* und *Amaroucium*. So wie die Zahl der Spaltenreihen sehen wir auch die der Einzelspalten in jeder Reihe bei den grossen Monascidien zu sehr bedeutender Höhe sich erheben. Bei *Ciona intestinalis* können in einer Reihe gegen 200 Spalten zum Durchbruch gelangen, und bei *Phallusia mammillata* zählte ich in grösseren Thieren über 500. —

Schon aus den eben mitgetheilten Zahlen ergiebt sich, dass die Zahl der Spaltenreihen und der in einer Reihe liegenden Perforationen weitgehende Verschiedenheiten zeigen nicht nur bei nahe verwandten, derselben Gattung zugehörenden Arten, sondern auch bei verschiedenen Individuen derselben Species. Nicht immer finden wir diese Thatsachen anerkannt. So theilte z. B. Della Valle (1881) die Familie der Didemniden lediglich nach der Anzahl der Spaltenreihen ein in die beiden Gattungen *Tridid*emnum und *Tetradidemnum*, von denen die erstere ausnahmslos durch drei, die letztere durch vier Reihen gekennzeichnet sein sollte. Es hat sich aber sehr bald gezeigt, dass dieses Eintheilungsprincip in einseitiger Weise sich nicht anwenden lässt, und es mussten daher die beiden letztgenannten Gattungen wieder eingezogen werden. Ihnen entsprechen nur zum Theil die älteren Genera *Leptoclinum* und *Didemnum*, die zumeist durch vier beziehungsweise drei Kiemenspaltenreihen ausgezeichnet sind. Doch giebt es, wie wir oben sahen, *Leptoclinum* mit drei und fünf Spaltenreihen, und auch für *Didemnum* scheint es mir durchaus noch nicht gewiss zu sein, dass die Dreizahl der Spaltenreihen ein allgemein gültiges Merkmal sei. Immerhin sehen wir, dass innerhalb der Gattungen *Didemnum*, *Leptoclinum*, *Didemnoides*, *Cystodites* und manchen anderen die Spaltenreihenzahl bei den verschiedenen Arten nur geringe Abweichungen zeigt und stets eine niedrige bleibt.

Im Gegensatze dazu stehen andere Gattungen, bei denen die Reihenzahl sehr weit gehende Schwankungen zeigt. Das lassen schon die wenigen oben mitgetheilten Zahlen für *Amaroucium*, *Polyclinum*, *Colella* u. s. w. erkennen. Innerhalb der Gattung *Distoma* variirt die Zahl zwischen 3 und 24, bei *Clavelina* zwischen drei oder vier (*Cl. producta* M. Edw.) und etwa $1^1/_2$ Dutzend (*Cl. lepadiformis*). Auch in vielen Gattungen der Monascidien finden sich neben solchen Arten, deren Kiemen verhältnissmässig wenige Spaltenreihen besitzen, andere mit überaus zahlreichen Reihen. Gewöhnlich sind diese Verschiedenheiten durch die Grössenunterschiede der Thiere bedingt, da die Grössen der einzelnen

Spalten durchaus nicht zu den Körpergrössen in Beziehung stehen. Daher haben die grossen *Cynthia, Styela, Molgula* u. s. w. eine um ein Vielfaches beträchtlichere Zahl Kiemenspalten als die kleinen Formen derselben Gattungen (vgl. hier die Angaben über die Körpergrössen der Ascidien auf p. 196).

Die Bedeutung der Zahl und Anordnung der Kiemenspalten für die Systematik der Ascidien wird auch dadurch noch etwas beeinträchtigt, dass nicht unerhebliche individuelle Variationen auftreten, sowohl bezüglich der Zahl der Reihen als auch der Einzelspalten in jeder Reihe. Bei manchen *Leptoclinum* (*L. Carpenteri, L. Thomsoni*) finden sich in denselben Stöcken neben Individuen mit vier Spaltenreihen solche mit nur drei, und ähnlich ist es bei *Colella plicata* Herd. und *Amaroucium distomoides* Herd. Vier oder fünf Spaltenreihen haben die verschiedenen Individuen von *Leptoclinum fimbriatum* Herd., fünf oder sechs die von *Colella cyanea*, sechs oder sieben die von *Colella claviformis* Herd., acht bis neun die von *Amaroucium constrictum* Sluit.

Bei den Arten, bei denen die Zahl der Spaltenreihen grösser ist, sehen wir auch die individuellen Variationen innerhalb weiterer Grenzen sich bewegen und die Reihenzahl um zwei, drei und noch mehr verschieden. So zählt man z. B. bei *Amaroucium Ritteri* Sluiter 12—14, bei *Fragaroides aurantiacum* 13—16 Reihen. Bei den grossen Monascidien variirt die Zahl der Spaltenreihen im Zusammenhang mit der verschiedenen Körpergrösse der Individuen um mehrere Dutzende (*Ciona intestinalis, Phallusia mammillata*). Allerdings ist es oft recht schwer zu entscheiden, ob es sich um individuelle Variationen oder um Verschiedenheiten handelt, die nur verschiedene Entwicklungsstadien bedeuten.

Noch erheblicher vielleicht als die Zahl der Kiemenspaltenreihen variirt die der Perforationen in einer Reihe. Selbst da, wo nur sehr wenige, drei oder vier, Spalten rechts und links in jeder Reihe auftreten, zeigen sich bereits individuelle Unterschiede (*Distoma deeratum*), und sie finden sich fast regelmässig, wo die Spaltenzahl eine grössere geworden ist. Sind jederseits in den Reihen etwa 6—12 Spalten vorhanden, so betreffen die individuellen Unterschiede in der Regel nur das Vorhandensein oder Fehlen von einer oder zwei Perforationen, finden sich 12—24 Spalten, so steigt die Variationsbreite auf drei, ausnahmsweise auf vier. (*Distoma parvum* 5—6, *Amaroucium Ritteri* 6—7, *Leptoclinum fimbriatum* 7—8, *Psammaplidium circumvallatum* 6—8, *Distoma longissimum* 13—15, *Polyclinum meridianum* 14—16). Wo, wie es bei manchen Monascidien der Fall ist, in jeder Reihenhälfte Hunderte von Perforationen auftreten, ist die individuelle Variationsbreite viel beträchtlicher und beträgt mehrere Dutzende.

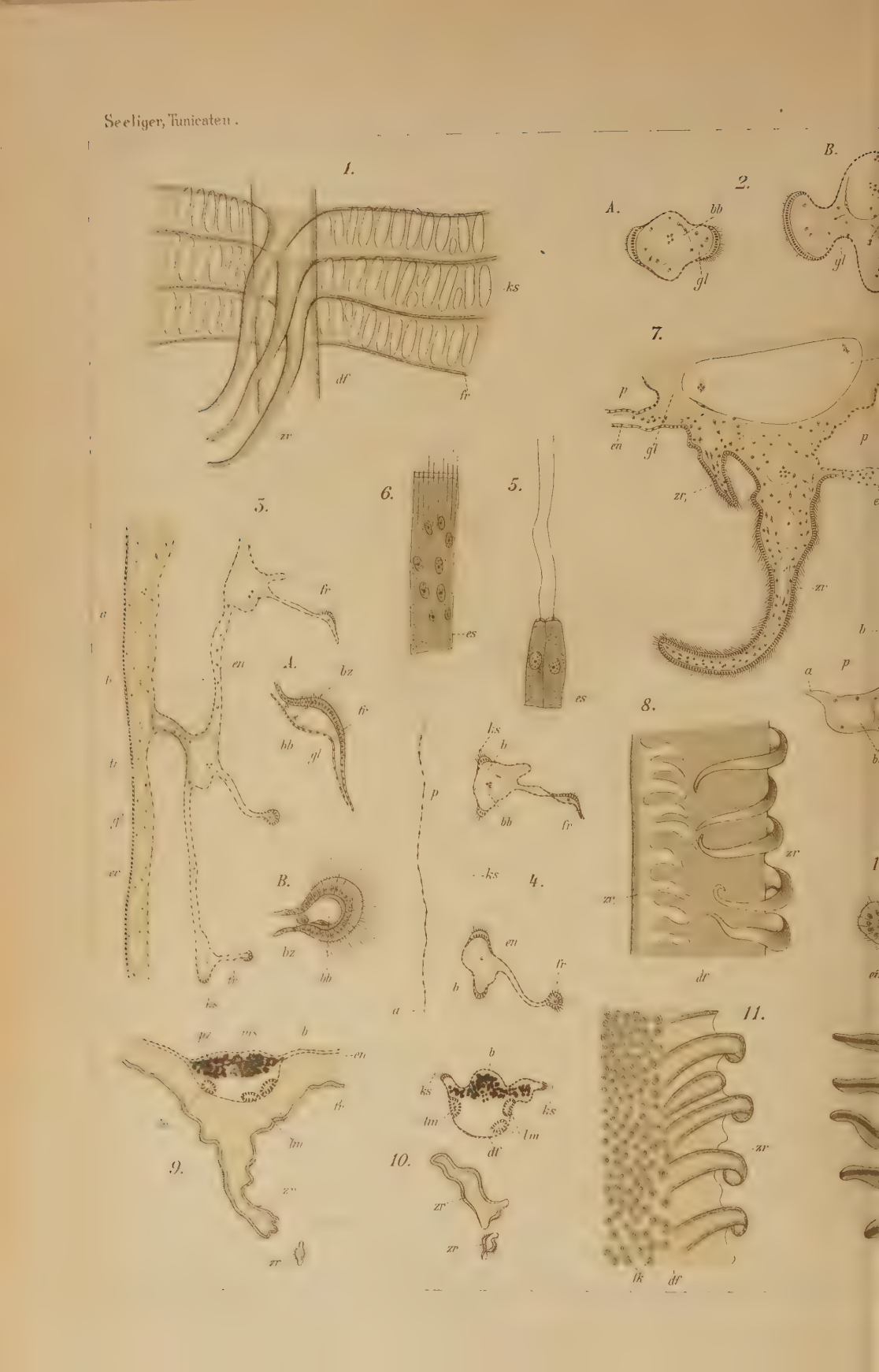
b. Bei vielen Molguliden und Ascidiiden, bei denen die Kiemenspalten sichel- oder spiralförmig gestaltet sind, ist die Anordnung der Perforationen eine complicirtere. Es stehen nämlich die Einzelspalten nicht in einfachen Querreihen, sondern sie bilden grössere oder kleinere,

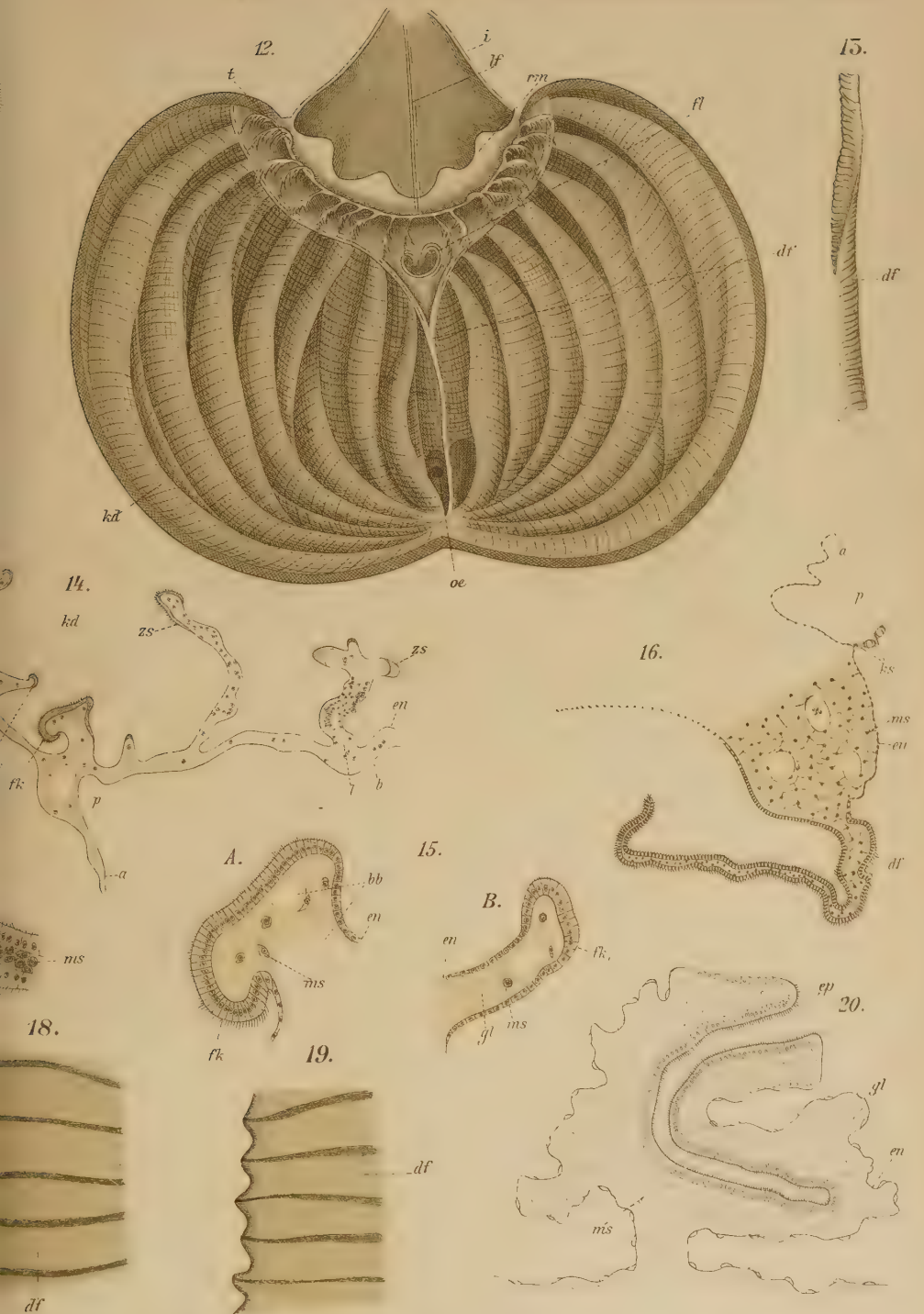
Erklärung von Tafel XIX.

Ascidien.

Fig.

1. Ein Theil der Dorsalfalte mit benachbarter Kiemenregion von *Clavelina lepadiformis*. Die Rückenzapfen sind besonders umfangreich entwickelt. $\frac{35}{1}$.
2. Querschnitte durch zwei Rückenzapfen von *Ciona intestinalis*. $\frac{144}{1}$.
3. Längsschnitt durch die Kiemendarmregion von *Clavelina lepadiformis*. Der Schnitt ist in jeder der beiden Kiemenspaltenreihen zwischen je 2 Kiemenspalten geführt worden. $\frac{35}{1}$.
   A = Schnitt durch einen querverlaufenden Flimmerreifen stärker vergrössert. $\frac{267}{1}$.
   B = Schnitt durch einen anderen Flimmerreifen. $\frac{396}{1}$.
4. Ein durch die Kiemenspalten geführter Längsschnitt aus derselben Serie. $\frac{85}{1}$.
5. Geisselzellen aus dem medianen Streifen des Endostyls von *Clavelina lepadiformis*. Nur ein Theil der Geisseln ist eingezeichnet. $\frac{1000}{1}$.
6. Schnitt durch einen Theil eines der beiden paarigen ventralen Flimmerstreifen des Endostyls von *Clavelina lepadiformis*. $\frac{1000}{1}$.
7. Querschnitt durch den vorderen Theil der Dorsalfalte von *Cynthia papillosa*. (Aus 2 Schnitten combinirtes Bild.) $\frac{105}{1}$.
   zr = grösserer linksseitiger, zr_1 = kleinerer rechtsseitiger Rückenzapfen der Dorsalfalte.
8. Mittlerer Theil der Dorsalfalte einer *Cynthia papillosa* von der Ventralseite gesehen. $\frac{32}{1}$. Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 7.
9. Querschnitt durch die Region der Dorsalfalte von *Clavelina lepadiformis*. $\frac{60}{1}$.
10. Ein anderer Schnitt aus derselben Serie. Der Schnitt ist zwischen den Basaltheilen zweier aufeinander folgenden Rückenzapfen geführt worden. $\frac{60}{1}$.
11. Stück aus der Dorsalfalte von *Phallusia mammillata* in seitlicher Ansicht. $\frac{32}{1}$.
    tk = Tentakelartige Erhebungen des Entodermepithels.
    zr = Rippen und zapfenförmige Erhebungen der Dorsalfalte.
12. Jüngeres Thier eines *Microcosmus vulgaris* Kell., der Länge nach aufgeschnitten. (Nach Heller.)
    lf = Längsfurche in der Mundhöhle, *rm* = wellenförmig ausgebuchtete Ringmembran am Grunde der Mundhöhle.
13. Stück aus der Dorsalfalte von *Pachychlaena gigantea* Herd. (Nach Herdman.) Sehr schwach vergrössert.
14. Frontaler Längsschnitt durch den hinteren Kiemendarm von *Ciona intestinalis*. $\frac{60}{1}$.
    fk = rechtsseitiger, fk_1 = linker Flimmerstreifen (Retropharyngealband) der hinteren Kiemendarmwand.
15. *A*. Durchschnitt durch den rechten Flimmerkamm, aus derselben Schnittserie. $\frac{267}{1}$.
    B. Durchschnitt durch den linken Flimmerkamm desselben Thieres. $\frac{396}{1}$.
16. Querschnitt durch die Dorsalfalte von *Microcosmus (vulgaris?)*. $\frac{50}{1}$.
17. Querschnitt durch das freie Ende der Dorsalfalte, aus derselben Serie. $\frac{396}{1}$.
18. Stück aus der Dorsalfalte von *Pachychlaena oblonga* Herd. (Nach Herdman.) $\frac{50}{1}$.
19. Stück aus der Dorsalfalte von *Ascidia pyriformis* Herd. (Nach Herdman.) $\frac{50}{1}$.
20. Querschnitt durch die Epibranchialrinne *(ep)* einer *Ascidia mentula*. (Nach Julin.) Hartn. Obj. 4.


1.
ks
df
fr
zr
2.
A.
bb
gl
B.
gl
7.
p
en
gl
zr
p
zr
a
p
b
3.
fr
a
en
A.
bz
fr
b
bb
gl
fr
gl
zr
B.
bz
bb
fk
ks
6.
es
5.
es
p
ks
b
bb
fr
4.
en
fr
b
a
8.
zr
zr
dr
11.
zr
fk
df
9.
pz
ms
b
en
fr
lm
zr
zr
10.
b
ks
ks
lm
lm
df
zr
zr


12.
i
lf
t
rm
fl
df
kd
oe
13.
df
14.
kd
zs
zs
en
fk
p
a
b
16.
a
p
ks
ms
en
df
A.
bb
en
ms
fk
15.
B.
en
fk
gl
ms
ms
18.
df
19.
df
20.
ep
gl
en
ms

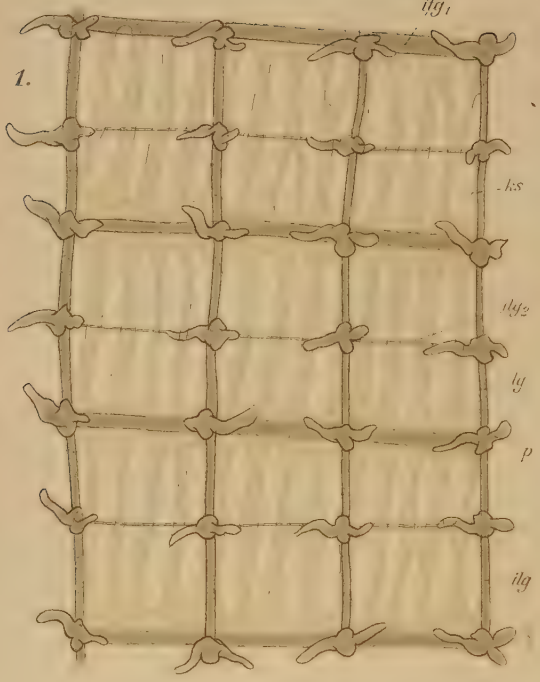
Erklärung von Tafel XX.

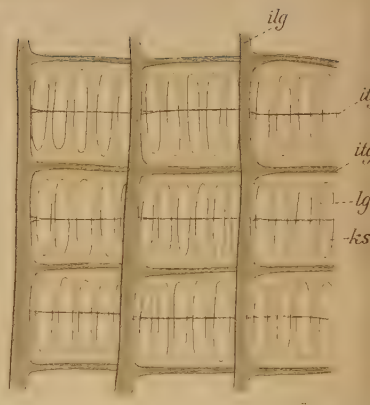
Ascidien.

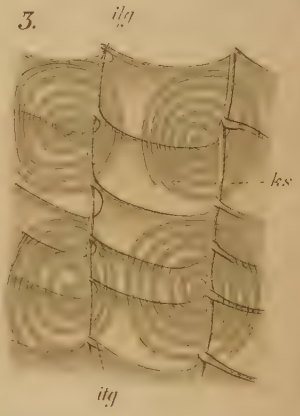
Fig.

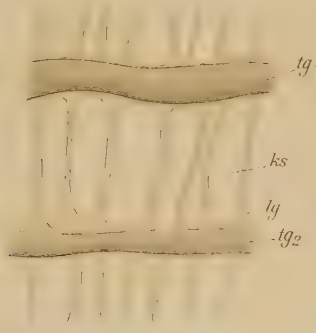
1. Kiemenkorb der *Ciona intestinalis* von innen gesehen. $\frac{50}{1}$.
2. Theil des Kiemenkorbes von *Polycarpa glomerata* (?) von innen gesehen.
3. Stück aus dem Kiemenkorb von *Corella japonica* von innen gesehen. (Nach Herdman.) $\frac{50}{1}$.
4. Theil aus einem in Rückbildung begriffenen Kiemenkorb der *Ascidiella scabra* von innen gesehen. (Nach Roule.) $\frac{60}{1}$.
5. Kiemenkorb des *Botryllus violaceus* von innen gesehen; nur drei der mittleren Kiemenspaltenreihen der rechten Seite sind eingezeichnet worden. $\frac{50}{1}$.
6. Querschnitt durch ein inneres Längsgefäss und zwei benachbarte Kiemenspalten von *Botrylloides rubrum* M. Edw. $\frac{267}{1}$.
7. Schnitt durch ein Quergefäss des Kiemenkorbes von *Botrylloides rubrum*. $\frac{267}{1}$.
8. Kiemenkorb einer *Ascidiella lutaria* von innen gesehen. (Nach Roule). $\frac{60}{1}$.
9. Ein Theil aus dem Kiemenkorb einer *Corynascidia Suhmi* von innen gesehen. (Nach Herdman.) $\frac{50}{1}$.
10. Stück aus dem Kiemenkorb von *Culeolus Murrayi* von innen gesehen. (Nach Herdman.) Circa $\frac{25}{1}$.
11. Stück aus dem Kiemenkorb von *Perophora Listeri* von innen gesehen. $\frac{105}{1}$.
12. Theil des Kiemenkorbes einer *Phallusia mammillata* von aussen gesehen. $\frac{35}{1}$.
13. Stück des Kiemenkorbes einer *Ascopera gigantea*. (Nach Herdman.) $\frac{50}{1}$.
14. Stück aus dem Kiemenkorb einer *Molgula gigantea* von innen gesehen. (Nach Herdman.) $\frac{50}{1}$.
15. Stück aus dem Kiemenkorb einer *Molgula pyriformis* von innen gesehen. (Nach Herdman.) $\frac{50}{1}$.

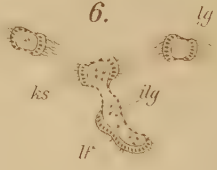
Für alle Abbildungen dieser Tafel gelten folgende besondere Buchstabenbezeichnungen: *ilg* = innere Längsgefässe; *itg*, itg_1, itg_2 = innere Transversalgefässe, erster, zweiter Ordnung; *ks* = Kiemenspalten; *lf* = Längsfaltungen des Entodermepithels des Kiemendarms, die inneren Längsgefässe umschliessend; *lg* = äussere Längsgefässe, zwischen den Kiemenspalten gelegen; *p* = Papillen oder Seitenzapfen des Kiemendarms; *sp* = Kalkspicula; *g*, tg_1, tg_2 = Transversalgefässe erster und zweiter Ordnung, in der Ebene der Kiemenspalten gelegen.

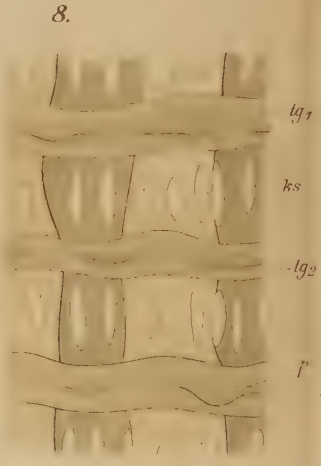

1.
ilg1
ks
ilg2
lg
p
ilg

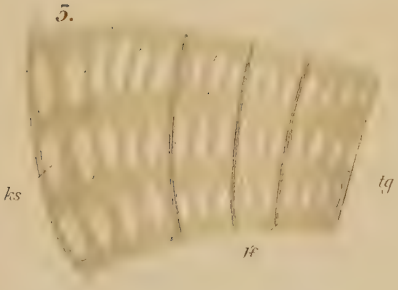

2.
ilg
lg
ks

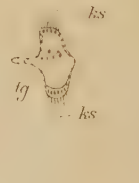

3.
ilg
ks
ilg


4.
tg1
ks
lg
tg2

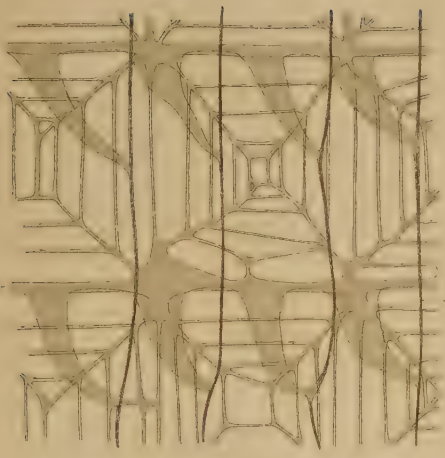

6.
lg
ks
ilg
lf


8.
tg1
ks
tg2
lf

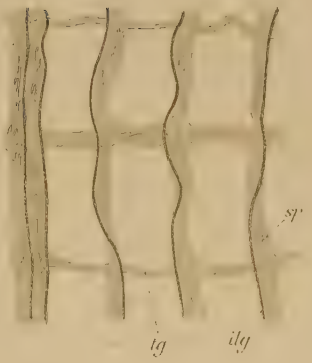

5.
ks
tg
lf

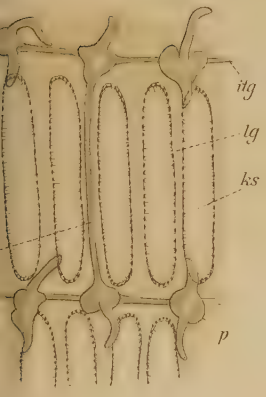

7.
ks
tg
ks

9.

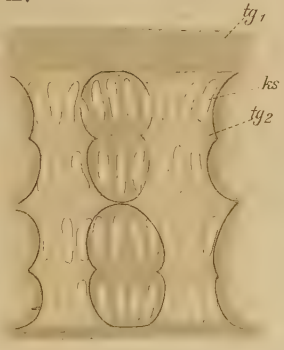


10.



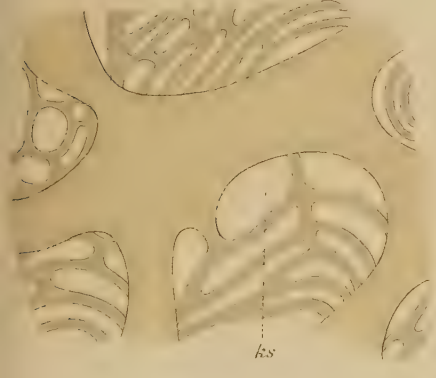


12.

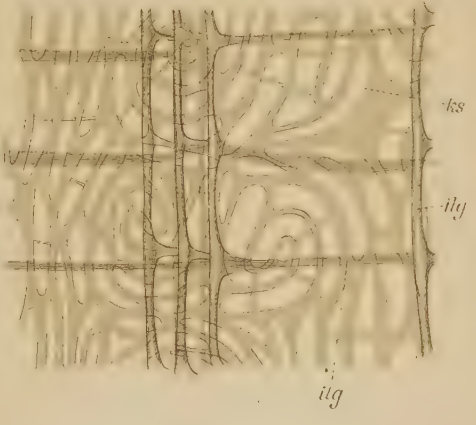


13.

14.



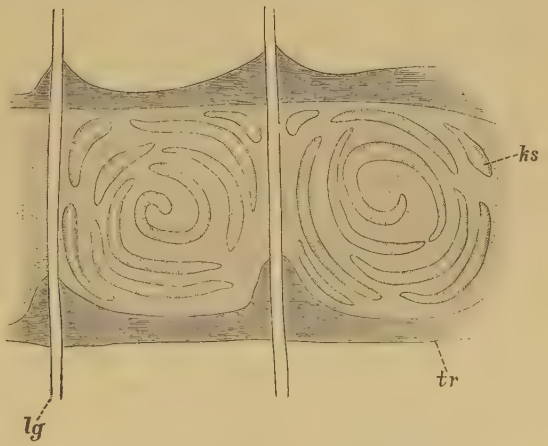
15.



Giesecke & Devrient

Gruppen, die ihrerseits in mehr oder minder deutlich ausgeprägten Reihen angeordnet sind. Diese Reihen werden durch quer verlaufende Blutbahnen von einander geschieden, während die in jeder Reihe neben einander liegenden Spaltengruppen durch weitere oder engere interspiraculare Längsgefässe getrennt sind. Die Art und Weise, in der die Einzelspalten zu Gruppen sich zusammenfinden, ist bei den verschiedenen Formen erheblich verschieden. Neben ziemlich unregelmässigen Gruppen findet man die gebogenen und spiralförmigen, oft ansehnlich langen Einzelspalten so angeordnet, dass mehr oder minder deutlich ausgeprägte Spiraltouren entstehen. Sehr häufig liegen die Spiralspalten und Spaltengruppen nicht genau in einer Ebene, sondern sie erheben sich im Spiralcentrum zu einem conischen Zapfen, der nach aussen oder nach innen gerichtet sein kann, um ein sog. Infundibulum bilden zu helfen.

Fig. 88.



Stück aus dem Kiemenkorb von *Corella parallelogramma*. (Nach Kupffer.)

ks = Kiemenspalten; *lg* = Längsgefässe; *tr* = Transversalgefässe.

aa) Im einfachsten Fall erscheinen alle Spalten einer Gruppe in einer einzigen vielfach gewundenen Spirale angeordnet. Das Centrum der Gruppe nimmt dann zumeist eine ansehnlich lange, häufig durch eine Anzahl Querbrücken mehrfach getheilte Spiralspalte ein, um welche sich kleinere secundäre, bogenförmige Spiracula regelmässig gruppiren. Doch wird man in alten Thieren wohl stets neben diesen spiralig angeordneten Spalten andere zu derselben Gruppe gehörende finden, die mehr oder minder unregelmässig gestellt sind und den Spiralverlauf stören.

Bei *Corella* soll nach Selys Longchamps (1901) eine jede Spaltengruppe durch Theilung aus einer einzigen primären Spiralspalte hervorgehen. Auch bei anderen Gattungen kommt Zerlegung von spiraligen und gekrümmten Spalten in gesonderte Spiracula vor, während gleichzeitig andere Spiracula als selbständige Perforationen auftreten, obwohl sie sich an der Bildung der Spiralgruppen betheiligen. Es bleibt daher bei der Untersuchung des vollständig entwickelten Kiemenkorbes zumeist unsicher, wie die Spiralen zu deuten und welche Kiemenspalten auf ursprüngliche, selbständig auftretende Durchbrechungen zurückzuführen seien (vgl. hier

die Abbildungen für *Corella japonica*, *Molgula gigantea*, *M. pyriformis* in Fig. 3, 14, 15, Taf. XX). Die wahre Zahl der ursprünglichen Kiemenspalten ist für diese Formen also nicht ohne Weiteres zu bestimmen. Dass aber eine Querreihe von derartigen Spaltengruppen nicht nur einer, sondern mehreren Querspaltenreihen des vorher beschriebenen Typus entspricht, kann man meines Erachtens in überzeugender Weise aus einem solchen Verhalten erschliessen, wie es Textfigur 88 für *Corella parallelogramma* zeigt. Zuweilen lässt es sich an gewissen Stellen des Kiemenkorbes mancher Formen noch nachweisen, dass die Einzelspalten in der That noch mehr in einfachen, wenngleich auch wenig deutlich hervortretenden Querreihen angeordnet sind, während an anderen Orten eine mehr unregelmässige oder spiralige Gruppirung vorhanden ist. Diese vergleichend anatomischen Befunde rechtfertigen also die eben erwähnte Auffassung, dass jede Querreihe — insoweit sich solche noch nachweisen lassen — von Spaltengruppen mehreren einfachen Querreihen von Kiemenspalten gleichwerthig ist, und auch die soeben von Selys Longchamps mitgetheilten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen sind meiner Ansicht nach damit wohl vereinbar.

Zu dem hier behandelten Typus der einfachen Spiralgruppen von Kiemenspalten gehört auch das Verhalten, das die Kieme von *Corynascidia Suhmi* (Fig. 9, Taf. XX) aufweist, obwohl es auf den ersten Anblick recht eigenartig erscheint, weil die Einzelspalten trapezähnlich geformt und so ausserordentlich erweitert sind, dass die sie trennenden Theile der Kiemenwandungen, die die interspiracularen Kiemengefässe enthalten, äusserst zart und fein bleiben und ein an ein Spinnengewebe erinnerndes Aussehen zeigen. Sieht man von diesen Eigenthümlichkeiten ab, so erkennt man bei *Corynascidia* im Wesentlichen die gleichen Spiralgruppen wie bei *Corella*. In Folge der bedeutenden Ausdehnung und abweichenden Gestalt der Einzelspalten wird die Anordnung zur Spirale nicht auf den ersten Anblick klar. Verfolgt man aber die zarten Kiemengefässe, die zwischen den Spalten liegen und durch radiär verlaufende Brücken mit einander verbunden sind, so lässt sich unschwer feststellen, dass sie mehr oder minder regelmässige Spiraltouren beschreiben, und zwar zählt man, vom Mittelpuncte ausgehend, in jedem System 3—4 Umdrehungen. Neben diesen in einer Spirale angeordneten Kiemenspalten, die wahrscheinlich alle durch Theilung einer primären Spiralspalte sich gebildet haben, liegen peripher noch besondere Einzelspalten mehr oder minder unregelmässig vertheilt, so dass nicht an allen Stellen des Kiemenkorbes die regelmässige Zeichnung angetroffen werden kann, die die Abbildung (Fig. 9, Taf. XX) wiedergiebt. Die einzelnen Gruppen von Spalten liegen zwar dicht neben einander, scheinen aber doch scharf von einander abgegrenzt und in besonders regelmässigen Querreihen angeordnet zu sein.

Wie ich bereits oben (p. 380) angedeutet habe, erblicken wir demnach in dem Verhalten bei *Corynascidia* nur eine Modification des bei

den übrigen Corellinen herrschenden Typus. Bei den nächstverwandten Gattungen *Corella* und *Chelyosoma* finden sich ausser spiraligen zumeist gekrümmte, oft sehr unregelmässig gestaltete Kiemenspalten. Ihre Anordnung ist bei den verschiedenen Arten recht verschieden. Wenn auch die Vertheilung der Spalten zuweilen ganz regellos erscheint, so ist doch zumeist schon die Tendenz zu der oben erwähnten Gruppenstellung angedeutet, oft auch zur vollen Entwicklung gelangt, in einer ähnlichen Weise, wie es bei *Corynascidia* eingetreten ist.

Während *Corynascidia* von dem normalen Typus vornehmlich durch die beträchtliche Weite der Spaltenöffnungen abweicht, zeigt sich in anderen Fällen das Gegentheil, nämlich eine auffallende Verengung der Perforationen. Bei *Corella japonica* sind die Kiemenspalten auch in normalen Thieren an gewissen Stellen nur sehr schmal; in alten Individuen können, wie Sluiter (1900) berichtet, zuweilen alle Spiracula einer Spaltengruppe sich so vollständig schliessen, dass gar keine Durchbrechungen mehr bestehen bleiben. An Stelle einer Spiraculagruppe findet sich dann immer nur ein flacher Blindsack. Diese Art des Verschlusses der Kiemenspalten ist durchaus verschieden von der eigenthümlichen Einrichtung, die bei *Molgula ampulloides* gelegentlich die Spiracula für einen Wasserstrom unpassirbar macht (s. unten p. 402).

bb) Complicirter gestalten sich die Spaltengruppen, wenn sie ganz oder zum Theil aus zwei einander parallel laufenden und einander umschliessenden Spiralen sich zusammensetzen. Oft nehmen die Doppelspiralen nur die Mitte der Gruppe ein, während peripher verschieden geformte Kiemenspalten in wechselnder Gruppirung angetroffen werden. Für jede dieser Doppelspiralen gilt im Wesentlichen das, was oben über die Einzelspiralen berichtet wurde.

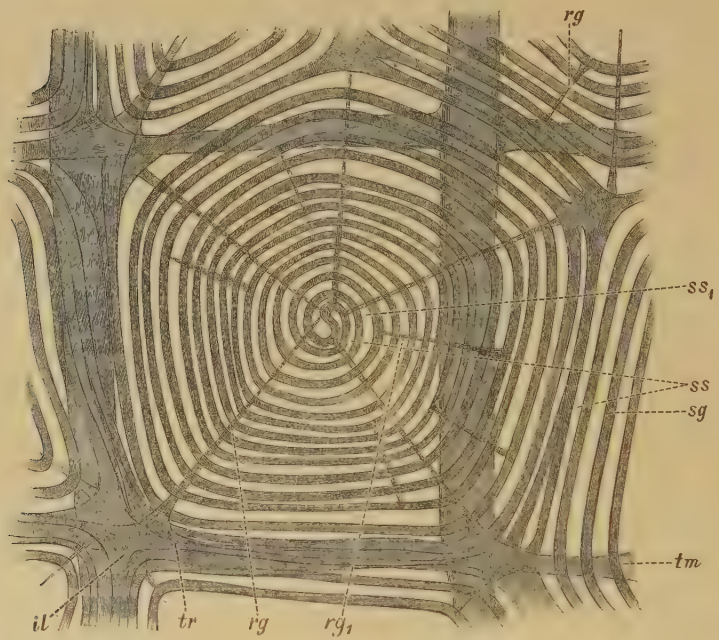
Sehr typisch zeigen ein solches Verhalten die Kiemen der Gattung *Eugyra* und im Besonderen der *Eugyra kerguelenensis* und *Eug. arenosa*. Eine Copie der Herdman'schen Abbildung zeigt Textfigur 89. Die beiden parallel laufenden Spiralspalten sind durch ein langes Spiralgefäss getrennt, radiär verlaufende Gefässe durchsetzen und theilen die Spalten. Wahrscheinlich dürfte, wie Pizon annimmt, jede der beiden riesigen Spiralspalten oder Spaltengruppen auf eine ursprüngliche Kiemenspalte zurückzuführen sein.

Derartige Gruppen von Doppelspiralen kommen auch bei anderen Molgulidengattungen vor. Wenn auch nicht in gleich hoher Ausbildung wie bei *Eugyra*, so trifft man doch immerhin schon an einigen Stellen der Kieme bei *Paramolgula guttula* (vgl. weiter unten Textfigur 90, p. 390) und bei mancher *Molgula* (*M. Filholi* Pizon) deutliche Doppelspiralen. Vollkommener entwickelt, zuweilen ganz nach Art der *Eugyra*, finden sich die Doppelspiralgruppen neben einfachen Spiralen in der Kieme von *Gamaster dakarensis* Pizon (s. Textfigur 102).

cc) Während in allen diesen Fällen, auch da, wo Doppelspiralen vorkommen, die spiraligen Spaltengruppen immer nur um ein Centrum

sich gruppiren, finden sich bei anderen Arten Spaltengruppen mit 2 Centren, indem um 2 neben einander liegende, aber verkehrt gewundene Einzel-

Fig. 89.



Stück aus dem Kiemenkorb einer *Eugyra kerguelenensis* Herd. von innen gesehen $^{50}/_{1}$. (Nach Herdman.)
il = inneres Längsgefäss; *rg* = Radiärgefäss, an den Maschenwinkeln entspringend; rg_1 = Radiärgefäss, seitlich entspringend; *sg* = Spiralgefäss; *ss* u. ss_1 = die beiden neben einander verlaufenden Spiralspalten; *tm* = Transversalmembran; *tr* = Transversalgefäss.

spiralen neue Spiracula sich anlegen, so dass eine einheitliche Gruppe entsteht. Bei *Molgula Filholi* und, weniger vollkommen, auch bei *Paramolgula guttula* sieht man solche Doppelspiralgruppen neben einfachen Spiralen und parallel laufenden Doppelspiralen des ersten und zweiten Typus (s. weiter unten Textfiguren 90 und 105).

Sehr oft sind alle diese Spaltengruppen aller drei Typen nach Art echter Infundibula nicht ganz in einer Ebene gelegen, sondern ihre Centra erheben sich, so dass kleine conische Zapfen oder wellenförmige Ausstülpungen gebildet werden.

Dass die Anordnung der Einzelspalten zu Gruppen in den beiden Abtheilungen der Ascidien, bei Molguliden und Ascidiiden, selbständig und von einander unabhängig sich herausgebildet hat, wird wohl kaum bezweifelt werden können. Ich halte es aber auch für gar nicht unwahrscheinlich, dass selbst innerhalb der beiden Familien die Gruppenstellung sich nicht nur je einmal, sondern mehrmals entwickelt hat.

Unter den Molguliden begegnen wir bei mehreren Gattungen eine typische Gruppenstellung. Die zahlreichen Species des Genus *Molgula* lassen sich leicht in continuirliche Reihen zusammenstellen. Diese beginnen entweder mit schlitzförmigen oder nur wenig gebogenen, über weite Regionen des Kiemendarmes in fast regelmässigen Querreihen angeordneten Spiraculis (z. B. bei manchen Individuen der *Molgula occulta*, besonders aber *M. Carpenteri* Herdman) und schliessen mit regelmässigen Spiralgruppen, die in mehr oder minder deutlichen Querreihen stehen, ab (*Molgula mollis*, *M. sydneyensis*, *M. echinosiphonica*), oder sie heben mit sehr unregelmässig vertheilten gestreckten oder gebogenen Einzelspalten an (z. B. gewisse Individuen der *Molgula occulta*, *M. pedunculata*) und führen füglich zu scharf gesonderten Spiralgruppen, die aber sehr unregelmässig angeordnet sind, hin (*Molgula horrida*, *M. gigantea*). In beiden Reihen werden die Zwischenglieder durch solche Kiemenformen dargestellt, in denen Spaltengruppen und Einzelspalten in wechselnder Zahl und Anordnung neben einander vorkommen. Wenn man das überaus wechselnde Verhalten der Kiemenspalten bei der Gattung *Molgula* überblickt, so möchte es fast so scheinen, als ob die Kiemen nicht nur einer, sondern mehrerer Arten in einer phylogenetischen Umbildung und Weiterentwicklung begriffen wären, die dahin zielt, regelmässig gestellte Spaltengruppen zu schaffen.

In einer ähnlichen Weise lassen sich auch die wenigen Species der Gattung *Ctenicella* anordnen. Bei *Ctenicella appendiculata**) und *Ct. morgatae* finden sich vorwiegend schlitzförmige in Querreihen gestellte Kiemenspalten, bei *Ct. Lebruni* Pizon sind die zahlreichen Spiracula zu ganz unregelmässigen kleinen Gruppen angeordnet, bei *Ct. Lanceplaini* beobachtete Lacaze-Duthiers sehr weitgehende individuelle Verschiedenheiten (vgl. weiter unten p. 396) und unter diesen auch regelmässige Spiralgruppen, wie sie sonst bei manchen *Molgula*-Arten vorkommen.

Ebenso finden sich weitgehende Unterschiede in der Anordnung der Kiemenspalten bei den verschiedenen Species der Gattung *Pera*. Auch hier können die Spiracula längs gestreckt, schlitzförmig (*P. Carpenteri* Herdman), oder gekrümmt (*P. Hancocki*) sein, in Querreihen oder in mehr oder minder regelmässigen Spiralgruppen stehen (*P. crystallina*).

Auch in der Gattung *Eugyra* bestehen durchaus nicht überall solche regelmässige Spaltengruppen, wie sie Textfig. 89 für *Eugyra kerguelenensis* zeigt. Wenngleich die Doppelspiralen im Allgemeinen als Gattungsmerkmal gelten können, so sind doch an vielen Stellen der Kieme die beiden Einzelspalten jeder Gruppe in nicht gleich vollkommener Weise ausgebildet. Das Gleiche gilt für die Gattung *Gamaster* Pizon, bei der

*) Beschreibung und Abbildung, die Heller (1877) vom Kiemenkorb der *Ctenicella appendiculata* giebt, decken sich nicht. Während die Zeichnung regelmässige Querreihen schlitzförmiger Spalten zeigt, heisst es im Text: „Die Kiemenspalten sind nur wenig gekrümmt und zeigen eine ziemlich regelmässige Anordnung". Auch Lacaze-Duthiers (1877) fand stellenweise eine sehr regelmässige Reihenstellung der schlitzförmigen Spalten.

neben Doppelspiralgruppen ausserordentlich lange, vielfach gewundene Einzelspiralen in demselben Kiemendarm vorkommen.

Innerhalb der Gattung *Paramolgula* lässt sich ebenfalls die Entwicklung von Spaltengruppen feststellen. Bei der neuerdings von Michaelsen beschriebenen *Paramolgula guttula* bilden sich die Gruppen aus 2 oder 3 spiraligen oder stark gekrümmten Einzelspalten in einer Weise, die sich vom oben beschriebenen normalen *Molgula*-Typus nicht unerheblich entfernt und lebhaft an die Doppelspiralen der *Eugyra* erinnert. Namentlich die aus zwei parallel verlaufenden, ineinander greifenden Einzelspiralen sich zusammensetzenden Gruppen machen durchaus den Eindruck, als ob sie Jugendstadien des oben geschilderten *Eugyra*-Typus wären (vgl. Textfigur 90). Ob aber zwischen diesen beiden Formen in der That eine so innige verwandtschaftliche Beziehung herrscht, dass die *Eugyra*-Kieme sich direct aus einer *Paramolgula* entwickelt haben könnte, oder ob in beiden Gattungen selbständig die ähnliche Gruppirung der Spalten aufgetreten ist, möchte ich vorläufig noch unentschieden lassen.

Fig. 90.

Stück aus dem Kiemenkorb einer *Paramolgula guttula* Michaelsen. (Nach Michaelsen.)
lg = innere Längsgefässe; *qq* = Quergefässe.

Wenn wir somit mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass bei den Molguliden eine Gruppenstellung der Einzelspalten mehrmals selbständig aufgetreten ist, so ist das bei den Ascidiiden, unter denen die Corellinen Spiralgruppen entwickelt zeigen, vielleicht nicht in gleicher Weise der Fall. Dass die eigenartigen Spaltengruppen bei *Corynascidia* von *Corella* ähnlichen Vorstufen abzuleiten sind, ist oben (p. 386) bereits ausgeführt worden, und ebenso lassen sich ungezwungen die in 6—9 Spiraltouren angeordneten Spiracula der neuerdings von Michaelsen (1898) beschriebenen Gattung *Agnesia* auf eine gleiche Vorfahrenform zurückführen. Innerhalb der Gattung *Corella* begegnen wir die Spaltengruppen mehr oder minder vollkommen entwickelt und in mehr oder minder regelmässiger Stellung; am vollkommensten und regelmässigsten vielleicht bei *Corella japonica* (Fig. 3, Taf. XX), recht unvollständig bei *Corella novarae* Drasche. Da aber auch in der Gattung *Chelyosoma* die Spaltengruppen in verschieden vollkommener Ausbildung uns entgegentreten, an manchen Stellen der Kieme überhaupt noch nicht Gruppenbildungen erfolgt sind, so ist immerhin die Annahme möglich, dass diese Gattung unabhängig von *Corella* selbständig eine ähnlich gerichtete phylogenetische Weiterentwicklung des Respirationsorgans eingeschlagen hat.

c. Mehrfach scheinen die Kiemenspalten ganz regellos vertheilt zu sein, ohne jede Andeutung von Querreihen oder bestimmten Gruppen.

Ich glaube, dass diese Anordnung nirgends, wo sie vorkommt, ein ursprüngliches Verhalten bedeutet, sondern stets als ein secundäres, von einem der beiden ersten Typen abgeleitetes zu betrachten ist. Die Unregelmässigkeiten in der Spaltenstellung erstrecken sich häufig nur auf eine oder mehrere beschränkte Regionen des Kiemendarmes, und es fällt dann zumeist nicht schwer, festzustellen, ob sie durch Störungen einer ursprünglich regelmässigen Reihenstellung oder Gruppenstellung entstanden sind. Wo die Kiemenspalten im ganzen Bereich des Respirationsorgans anscheinend regellos durcheinander liegen, wird die Beschaffenheit des Kiemendarmes der nächst verwandten Formen fast stets einen sicheren Schluss auf den ursprünglichen Modus gestatten. Freilich lauten die Angaben der Autoren oft nicht ausführlich genug, um vollkommene Gewissheit über die Anordnung der Spalten an allen Stellen der Kieme zu erhalten. Zieht man dann die Abbildungen zu Rathe, so bleibt häufig genug der Zweifel bestehen, denn sehr oft sucht der Autor lange umher, bis er im Kiemendarm eine winzige Stelle findet, die ein möglichst regelmässiges Aussehen zeigt und ihm geeignet erscheint, gezeichnet zu werden. Ueber die Unregelmässigkeiten, die vielleicht im weitaus grössten Theil der Kieme vorherrschen, erfährt man dann in der Regel nichts.

Ich werde mich an dieser Stelle darauf beschränken, nur auf die Fälle hinzuweisen, in denen mir die Regellosigkeit der Spaltenanordnung für den ganzen oder doch wenigstens einen umfangreichen Abschnitt des Kiemendarmes nachgewiesen zu sein scheint, während die kleineren, namentlich an der Peripherie jeder Kiemenhälfte auftretenden Störungen, die überdies zumeist erhebliche individuelle Verschiedenheiten zeigen, erst weiter unten (p. 393) näher erwähnt werden sollen.

Weitaus am häufigsten ergiebt sich eine regellose Anordnung der Spalten aus weitgehenden Störungen des Verlaufs ursprünglich regelmässiger Querreihen, und zwar sind derartige Störungen in den verschiedenen Familien der Monascidien mehrmals selbständig aufgetreten, so dass gewisse Aehnlichkeiten im Bau der Kieme bei verschiedenen Gruppen zweifellos auf polyphyletischem Wege entstanden sind. Nicht immer stellt sich die regellose Anordnung der Spalten als das phylogenetische Endstadium der Auflösung der Querreihen dar, sondern häufig ist sie nur ein Uebergangsstadium, das zur Bildung von Kiemenspaltengruppen hinüberführt.

Das letztere scheint mir namentlich bei manchen Molguliden, im Besonderen bei einigen Arten der Gattung *Molgula* der Fall zu sein, bei denen, wie z. B. bei *Molgula occulta*, oft über sehr weite Strecken des Kiemendarmes nicht regelmässige concentrische Spaltensysteme, sondern fast ganz unregelmässig angeordnete gekrümmte Einzelspalten vorkommen. Im Hinblick auf die grosse Verbreitung regelmässiger Spaltengruppen bei *Molgula* dürfte die Auffassung nahe liegen, dass an den betreffenden Stellen die concentrischen Systeme erst im Werden begriffen und die Entwicklung noch nicht zum Abschluss gelangt seien. Nicht ausser dem

Bereich der Möglichkeit liegt es freilich auch, dass concentrische Spaltengruppen an allen Stellen bereits vorhanden waren, theilweise aber bereits wieder eine Rückbildung und Auflösung erfahren haben möchten, wie das gelegentlich als eine individuelle Variation bei gewissen Kiemen sich findet, wenn namentlich an der Peripherie statt der normaler Weise vorhandenen Spaltengruppen ganz unregelmässig gestellte Einzelspalten sich finden (vgl. unten p. 393).

Bei zwei der grössten aller bekannten Molguliden, bei *Ascopera gigantea* und *As. pedunculata* Herd., sind die Spalten fast im ganzen Bereich des Kiemendarmes äusserst unregelmässig gestellt. Bei der ersteren Form sind sie häufig noch gekrümmt und gebogen, wie bei den typischen Molguliden, zum Theil allerdings auch gerade gestreckt, wie es gewöhnlich bei den Cynthien der Fall ist (Fig. 13, Taf. XX); bei der letzteren dagegen sind sie fast ausnahmslos gestreckt, noch erheblich unregelmässiger angeordnet und überdies von sehr verschiedener Grösse. In welcher Weise hier diese Unregelmässigkeit entstanden ist, bleibt unsicher, solange über die ontogenetische Entwicklung der Kieme der Gattung *Ascopera* nichts bekannt ist. Auch hier wäre die Möglichkeit zu erwägen, dass in jüngeren und kleineren Thieren die Spalten in regelmässigeren Gruppen gestanden, später aber sich unregelmässig vertheilt hätten.

Fig. 91.

Stück aus dem Kiemenkorb von *Hypobythius calycodes* Moseley. (Nach Herdman.) $^{50}/_{1}$.
if = unregelmässige innere Faltungen des Entoderms; *ks* = Kiemenspalten; *kw* = Kiemendarmwand.

Vollkommen regellos scheinen bei beiden auf der Challenger-Expedition aufgefundenen Arten der Gattung *Hypobythius* (*H. calycodes* und *H. Moseleyi*) die Kiemenspalten im ganzen Bereich des Organs zu liegen. Die kleinen rundlichen Perforationen (vgl. Textfigur 91), die durch verhältnissmässig weite Zwischenräume getrennt sind, machen fast einen embryonalen Eindruck, obwohl es sich zweifellos um völlig erwachsene Individuen handelt. Die systematische Stellung des *Hypobythius*, seine verwandtschaftlichen Beziehungen sind meines Erachtens nicht so weit klar gestellt, um volle Gewissheit darüber zu erlangen, in welcher Weise der Kiemenbau entstanden ist. Ich möchte aber glauben, dass kein Grund vorliegt, eine Auflösung ursprünglich regelmässiger, spiralähnlicher Spaltengruppen in einzelne unregelmässig vertheilte Spiracula anzunehmen und von solchen Kiemenformen auszugehen, wie sie bei einigen Corellinen

vorkommen. Viel wahrscheinlicher ist es wohl, dass eine so erhebliche Störung einer ursprünglichen regelmässigen Querreihenstellung eingetreten ist, dass diese vollkommen verwischt wurde. Wer, wie Herdman im zweiten Theil seiner Bearbeitung der Challenger-Tunicaten (1886), den *Hypobythius* mit *Clavelina* nahe verwandt erachtet, wird nothwendiger Weise zu dieser Annahme geführt. Aber selbst wenn so innige Beziehungen zwischen diesen beiden Formen nicht bestehen, bleibt doch die letztere Auffassung naturgemässer.

Bei dem zu den Corellinen gehörenden *Chelyosoma productum* dürfte dagegen in der That eine weitgehende Auflösung der Spaltengruppen eingetreten sein. Allerdings lauten die Angaben der Autoren, auf die ich allein mich stützen kann, nicht vollkommen übereinstimmend. In ganz jungen Thieren scheinen die spiraligen Spalten und Spaltengruppen, so wie es bei *Chelyosoma macleyanum* der Fall ist, fast im ganzen Bereich der Kieme ziemlich regelmässig angeordnet zu sein. Je älter und grösser die Individuen werden, um so auffallender treten die Abweichungen und Störungen hervor, besonders an den dorsalen und ventralen Seiten jeder Kiemenhälfte (Bancroft, 1898). In ganz alten, voll entwickelten Thieren finden sich dann, wie aus den Abbildungen Drasche's (1884) zu entnehmen ist, über weite Bezirke des Kiemendarmes nicht mehr Spaltengruppen, sondern neben spiralförmigen Einzelporen kleine kreisförmige, unregelmässig rundlich oder bohnenförmig gestaltete in regelloser Vertheilung. Eine ähnliche, wenn auch nicht so weit vorschreitende Auflösung der regelmässigen Spaltengruppen jüngerer Thiere während des späteren Lebensalters tritt auch bei mehreren anderen Arten (*Corella parallelogramma*) auf.

Regelloses Verhalten der Spiracula an einzelnen Stellen der Kieme. Während bei dem oben erwähnten *Chelyosoma productum* die Auflösung der regelmässigen Gruppen bei zunehmendem Alter immer weiter vorschreitet, so dass füglich in den meisten Theilen der Kieme die Spalten wirr neben einander liegen, herrscht häufig, worauf bereits oben (p. 391) hingewiesen wurde, nur in beschränkten Gebieten Regellosigkeit, im weitaus grössten Bereich dagegen eine durchaus gesetzmässige Anordnung der Kiemenspalten. Solche Störungen im Verhalten der Kiemenspalten kommen überaus häufig vor, sowohl dort, wo die einzelnen Spalten in Querreihen stehen, als auch da, wo sich Spaltengruppen finden. Ja, man darf vielleicht behaupten, dass es kaum eine alte, völlig ausgewachsene grosse Monascidie geben möchte, bei der nicht einzelne Unregelmässigkeiten vorkommen. Finden sich solche überhaupt vor, so fehlen sie sicher nicht an den peripheren Theilen jeder Kiemendarmhälfte. Bald sind sie vorn, nahe beim Flimmerbogen, bald am Hinterrande besonders ausgebildet; zumeist aber sind sie am auffallendsten ventral, beim Endostyl.

a. Im einfachsten Fall zeigt sich die Störung lediglich darin, dass inmitten oder auch mehr an den Enden der regelmässigen Kiemenspalten-

reihen plötzlich aberrant geformte und auch unregelmässiger angeordnete Spiracula auftreten. Bei *Cynthia formosa* finden sich an den betreffenden Stellen statt der schlitzförmigen Spalten rundliche oder unregelmässig gestaltete, wie das aus der von Herdman gegebenen Abbildung zu entnehmen ist.

b. Zuweilen besteht die Unregelmässigkeit in mehr oder minder auffallenden Ein- und Ausbiegungen des geradlinigen Verlaufs der Spaltenreihen. Dabei kommt es in der Regel, besonders in der Nähe der Kiemenränder, zu Vereinigungen oder Auflösungen der Spaltenreihen, derart, dass entweder 2 Reihen zu einer, 3 zu zweien zusammenfliessen, oder umgekehrt eine Reihe sich in 2, zwei in 3 auflösen. Bei alten grossen Individuen der *Ciona intestinalis, Ascidiella scabra* und *Phallusia mammillata* kann man das, sowie bei vielen anderen Monascidien aus verschiedenen Familien, häufiger beobachten.

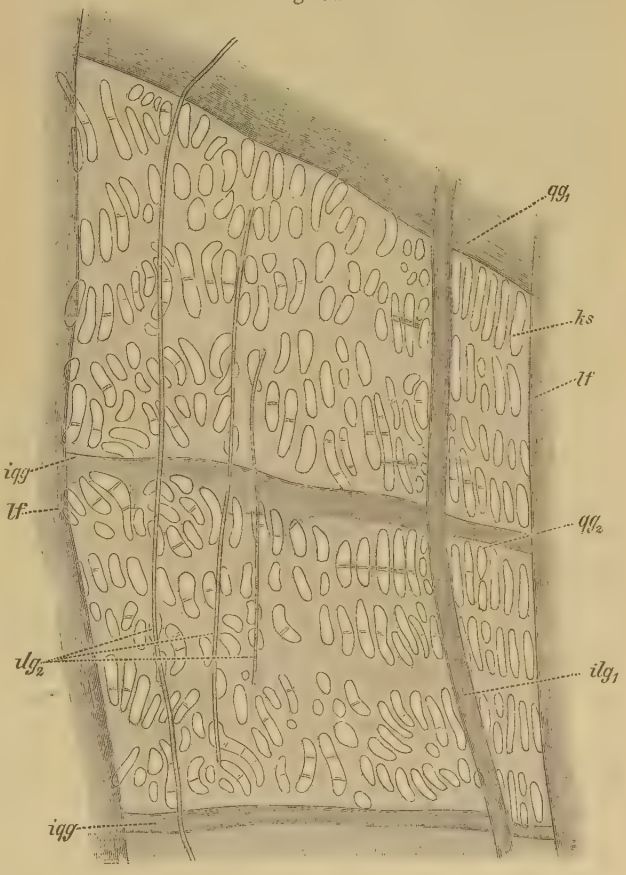
c. Noch weitgehendere Störungen entstehen dadurch, dass an gewissen Stellen die reihenförmige Anordnung vollkommen schwindet, um durch eine ganz regellose Spaltenstellung vertreten zu werden. Gewöhnlich erfolgt das nur auf einem wenig umfangreichen Bezirk der Dorsal- oder Ventralseite der Kieme, oft aber auch in der Mitte; das Bild ist dann immer das gleiche: ein oder mehrere Querreihen brechen plötzlich ab und laufen in ein unregelmässiges Spaltenfeld aus, jenseits dessen wieder die regelmässigen Reihen beginnen können. Während die Spiracula in den Reihen lang und schlitzförmig sind, erweisen sie sich an den anderen Stellen abweichend geformt, rundlich, bohnenförmig, schwach spiralig oder ganz unregelmässig. Unter den Cynthien bieten hierfür auffallende Beispiele *Cynthia molguloides* (Herdman, 1899), *Cynthia irregularis* (Herdman, 1882). Bei *Cynthia discrepans* soll dagegen nach Sluiter (1898) eine Verschiedenheit im vorderen und hinteren Kiemendarmabschnitt vorkommen, indem nur in jenem die kleinen rundlichen Spalten in regelmässigen Querreihen stehen, hinten dagegen in hohem Maasse ungeordnet durcheinander liegen.

Am verbreitetsten sind derartige Unregelmässigkeiten bei den Ascidiiden. Bei ganz grossen Exemplaren der *Ascidia mentula, Ciona intestinalis* und *Phallusia mammillata* wird man sie jederzeit nachweisen können, bei *Phallusia* besonders im hinteren, den Darmtractus überdeckenden Kiemenabschnitt. Schon früher sind zu wiederholten Malen solche Unregelmässigkeiten im Verhalten der Kiemenspalten beobachtet worden. Eingehender erwähnten sie Herdman (1881) und Roule (1884) bei *Ascidiella scabra, As. virginea, Ciona intestinalis* und einigen anderen.

Vielleicht am auffallendsten unter allen Ascidien sind die Störungen des hier behandelten Typus bei manchen Molguliden. Den oben erwähnten Cynthien und Ascidiiden am ähnlichsten verhält sich noch *Ascopera nana*, bei der die Spalten in weiten Regionen des Kiemendarmes längs gestreckt und in regelmässigen Querreihen angeordnet, an zahlreichen anderen Stellen dagegen klein und rundlich geformt sind und

ganz unregelmässig stehen (Herdman, 1899). Diese Kiemenformen führen zu *Ascopera gigantea* und *As. pedunculata* hinüber, bei denen fast im ganzen Kiemenbereich unregelmässige Spaltenvertheilung herrscht (vgl. oben p. 392). Sehr eigenartig erweist sich die Kieme von *Molgula recumbens*, weil hier Querreihen langgestreckter Spiracula, Gruppen spiraliger und gekrümmter Spalten und ganz regellos vertheilte, verschieden geformte Perforationen neben einander vorkommen (Herdman, 1899). Um von den Verschiedenheiten des Verhaltens der Kiemenspalten einer Molgulide, bei der stellenweise noch eine reihenförmige Anordnung geradgestreckter, schlitzförmiger Spalten besteht, eine deutliche Vorstellung zu geben, habe ich einen Theil der Kieme von *Molgula occulta* gezeichnet und als Textfigur 92 hersetzen lassen. Einer näheren Erläuterung bedarf die Abbildung nach den vorstehenden Ausführungen nicht mehr. Nur die Bemerkung finde hier Platz, dass die nebenstehende Figur durchaus nicht alle Verschiedenheiten, die im Bau der Kieme eines Thieres sich finden können, erschöpfend illustrirt, wenngleich sie wenigstens die wichtigsten zur Genüge kennzeichnet.

Fig. 92.



Stück aus dem Kiemenkorb einer *Molgula occulta*. circ. $^{30}/_{1}$. ilg_1 u. ilg_2 = innere Längsgefässe erster und zweiter Ordnung, letztere zum Theil nur kurz; *iqg* = innere Quergefässe, sog. Horizontalmembranen; *ks* = Kiemenspalten; *lf* = Längsfaltungen der gesammten Kiemenwandung, sog. Leitfalten; qg_1 u. qg_2 = Quergefässe erster und zweiter Ordnung.

d. Da, wo die Kiemenspalten in regelmässigen Gruppen angeordnet sind, bleiben wohl in allen Fällen zwischen diesen letzteren mehr oder minder zahlreiche Spiracula in regelloser Vertheilung bestehen. Fast

überall sind diese Zwischenzonen nur sehr klein und beeinflussen nur wenig die Configuration der Gesammtkieme. In manchen Fällen aber erscheinen sie doch stark ausgebreitet, sind überdies durch verschiedenartig geformte Spiracula ausgezeichnet, so dass die Kieme an den verschiedenen Stellen thatsächlich ein verschiedenes Aussehen zeigt (*Molgula Forbesi*, *Molgula pugetiensis*, *Corella Willmeriana* u. a. m.). Zuweilen lässt sich die Grenze zwischen den regelmässigen Spaltengruppen und den unregelmässigen Zwischenzonen nicht mehr scharf auseinander halten, indem die irregulären Spiracula in die Gruppen hineinwachsen. Dann gewinnt die Kieme immer mehr das Aussehen, als ob die Spaltenvertheilung in ihr überhaupt eine ganz regellose wäre, wie sie oben (p. 392) beschrieben worden ist. (Vgl. *Molgula pyriformis* in Fig. 15, Taf. XX.)

Individuelle Variationen im Verhalten der Kiemenspalten. Nicht unbeträchtliche individuelle Variationen in Bezug auf die Zahl der Kiemenspalten, sowohl der Einzelspalten als auch der Querreihen selbst, sind bereits oben (p. 384) erwähnt worden, auffallender sind aber noch die Unterschiede, die sich auf die Form und Vertheilung oder Anordnung der Spiracula beziehen.

Ueberall, wo die im letzten Abschnitt beschriebenen Unregelmässigkeiten vorkommen, kann man von individuellen Variationen des Verhaltens der Kiemenspalten sprechen, da stets die unregelmässig durchbrochenen Regionen bei den verschiedenen Individuen recht erheblich von einander sich unterscheiden, einmal in Bezug auf ihre Grösse, Lage und Zahl, sodann auch in Rücksicht auf die Beschaffenheit der einzelnen Spiracula selbst. Recht bemerklich werden solche individuelle Verschiedenheiten, wenn, wie es bei *Ascidiella scabra* und *As. virginea* der Fall ist, bei einigen Exemplaren die unregelmässigen Stellen sehr ausgebreitet sind, bei anderen dagegen fast ganz fehlen (Herdman).

Ausser diesen sich immer nur auf beschränktere Theile des Kiemendarmes erstreckenden Verschiedenheiten giebt es aber auch individuelle Variationen im Verhalten der Spiracula, die das ganze Respirationsorgan, oder doch wenigstens sehr umfangreiche Regionen desselben betreffen.

Zuerst hat Lacaze-Duthiers solche Verschiedenheiten bei seiner *Ctenicella Lanceplaini* beobachtet. In der normalen Kieme sind die spiraligen Spalten gross und liegen nahe bei einander; sie sind zu regelmässigen Spiralsystemen gruppirt, die ungefähr doppelt so hoch sind als die Einzelspalten lang. In anderen Fällen sind die Spiracula sehr klein und relativ weit von einander entfernt, sie sind nur in unvollkommener Weise zu spiralig-kreisförmigen Gruppen angeordnet, deren Centra unter den Längsgefässen liegen. Ein dritter Typus kennzeichnet sich dadurch, dass ziemlich unvollkommene Systeme aus nur wenigen, aber ansehnlich grossen spiraligen Einzelspalten sich zusammensetzen. Ausdrücklich erwähnt Lacaze-Duthiers, dass diese Verschiedenheiten sich nicht auf Altersunterschiede der Thiere zurückführen liessen; aber er scheint ihnen nicht die Bedeutung schwankender individueller Variationen, sondern

bereits festgelegter Varietäten zuzusprechen, denn er unterscheidet jene drei Typen der *Ctenicella Lanceplaini* als *intersecta*, *microtema* und *eugyranda*. Allerdings reichen die Beobachtungen bisher nicht so weit, um entscheiden zu können, ob sich nicht vielleicht die Nachkommen eines Thieres oder eines Elternpaares im Bau der Kieme in der eben erwähnten Weise von einander unterscheiden könnten.

Dass die Kieme bei zunehmendem Alter sich verändert und füglich weitgehende senile Degenerationserscheinungen zeigt, wird weiter unten (p. 413, 445) noch ausgeführt werden, und gewiss sind manche der beschriebenen individuellen Verschiedenheiten darauf zurückzuführen. Es ist auch oben (p. 393) bereits darauf hingewiesen worden, dass bei alten Thieren sehr häufig gewisse Unregelmässigkeiten in der Anordnung und Vertheilung der Kiemenspalten auftreten. Bei bestimmten von Roule an *Ascidiella scabra* beschriebenen Variationen, die neben den am Eingang dieses Abschnittes erwähnten Unregelmässigkeiten auftreten, scheint es sich aber um senile Degeneration der Kieme nicht zu handeln, denn ausdrücklich bemerkt der Autor nur, dass die Variationen sich bei den verschiedenen Individuen derselben Brut vorfinden. Abgesehen von gewissen Verschiedenheiten der Längs- und Quergefässe sind es hier die Kiemenspalten, die individuelle Variationen zeigen, indem sie entweder längsgestreckt schlitzförmig, oder ansehnlich gross, nahezu rechteckig, oder endlich ausserordentlich erweitert und ganz unregelmässig gestaltet sind. In der gleichen Weise sind die Verschiedenheiten zu beurtheilen, die Herdman (1886) bei den verschiedenen Individuen eines Stockes von *Aplidiopsis pyriformis* nachgewiesen hat. Die Spalten sind durchweg in regelmässigen Querreihen angeordnet und im ganzen Kiemenkorb gleichartig gestaltet; bei den einen Individuen aber dicht an einander gereiht und sehr langgestreckt, so dass nur schmale Quergefässe bestehen bleiben, bei den anderen verhältnissmässig weit von einander entfernt, rundlich und kurz, so dass die Kiemenspaltenreihen durch breite spaltenfreie Querzonen getrennt sind.

b. Das primäre Gitterwerk der Kieme.

Wie oben (p. 374) bereits ausgeführt worden ist, besteht die von den Kiemenspalten durchbrochene primäre Kiemenwand (trame fondamentale) aus zwei epithelialen Blättern und dazwischen gelegenem Mesenchym. Das äussere Epithel wird von der inneren ektodermalen Peribranchialwand, das innere vom entodermalen Kiemendarm gebildet. Beide Blätter sind äusserst zart und fein, und die Dicke und Festigkeit der Kieme werden daher hauptsächlich durch das Mesenchym, beziehungsweise die die Zwischenräume erfüllende Gallerte bedingt. Bei den kleineren Molguliden ist das Mesenchym zwischen beiden Epithelien in der Regel nur sehr spärlich entwickelt und daher die Kieme sehr zart und leicht zerreissbar. Viel mächtiger findet sich das Bindegewebe bei *Ciona intestinalis*, und deshalb ist diese Form zur makroskopischen Präparation des Respirations-

organes für einen wenig geübten Untersucher besonders geeignet. Das Mesenchym in der primären Kiemenwand bildet nicht immer ausschliesslich ein Bindegewebe, sondern bei vielen Arten, sowohl der einfachen wie der zusammengesetzten Ascidien, finden sich zwischen den beiden Epithelien mehr oder minder regelmässig verlaufende Muskelfaserstränge. Im XI. Kapitel sollen diese Verhältnisse eingehender erörtert werden.

Das Mesenchym erfüllt nur zum Theil den von den beiden Epithelien der Kieme begrenzten Raum der primären Leibeshöhle, denn es bleiben zwischen den Kiemenspalten in regelmässiger Weise längs und quer verlaufende Lückenräume frei, die die Blutbahnen darstellen und ebenfalls erst weiter unten eingehender besprochen sind. Wir werden diese im primären Gitterwerk der Kieme verlaufenden Blutbahnen transversale und longitudinale Interspiraculargefässe (interstigmatic vessels) nennen; man hat sie auch als äussere Längs- und Quergefässe bezeichnet, im Gegensatze zu den inneren Gefässen, die ganz und gar von den secundären Falten der inneren Kiemenwand umgrenzt werden. Doch dürfte es sich empfehlen, die Bezeichnung der Gefässe als äussere nicht auf die innerhalb des primären Gitterwerkes der Kieme verlaufenden Blutbahnen anzuwenden, sondern lediglich auf diejenigen, die von gewissen in den Peribranchialraum vorspringenden Erhebungen der äusseren ektodermalen Kiemenwand umschlossen werden. Zumeist versteht man unter „Quer- und Längsgefässen“ nicht nur die Blutbahnen, sondern die ganzen zwischen den Kiemenspalten gelegenen Zonen der primären Kiemenwand: die Interspiracularzonen. Da die Spalten einer Querreihe gewöhnlich ziemlich dicht neben einander liegen, sind die sie trennenden Längszonen zumeist sehr schmal. Viel ansehnlicher sind immer die Querzonen zwischen den Spaltenreihen ausgebildet. Bei den Synascidien sind sie sämmtlich gleich oder nahezu gleich breit, und dasselbe ist auch oft bei den Monascidien zu beobachten. Häufig aber lassen sich in den verwickelter gebauten Kiemen der grossen Monascidien Querzonen von verschiedenen Breiten unterscheiden, die man je nach ihrer Ausdehnung als erster, zweiter und dritter Ordnung bezeichnet. In den besonders regelmässig gestalteten Kiemen wechseln die breiteren und schmäleren Querzonen in gesetzmässiger Weise ab, doch wird man wohl kaum im ganzen Bereich einer grossen vollentwickelten Kieme völlige Uebereinstimmung finden. Kommen nur Querzonen erster (I) und zweiter Ordnung (II) vor, so erfolgt im einfachsten Fall ein regelmässiges Alterniren, das sich durch das folgende Schema ausdrücken lässt: I.II.I.II.I. Mehrere Arten der Gattungen *Microcosmus* (*M. Helleri*), *Cynthia* (*C. fissa*), *Styela* (*St. oblonga*, *St. exigua*) und andere mehr lassen ein solches Verhalten erkennen. Häufig liegen zwischen zwei Querzonen erster Ordnung mehrere zweiter Ordnung; bei *Ascidia meridionalis* und *Culcolus Wyville-Thomsoni* z. B. immer drei, so dass hier die folgende Formel gegeben ist: I.II.II.II.I.

Sind drei Arten Querzonen vorhanden, so bieten sich naturgemäss noch mehr Modificationsmöglichkeiten dar. Als der einfachste Fall ist vielleicht der zu betrachten, wenn zwischen den breiteren Zonen erster und zweiter Ordnung regelmässig eine schmale dritter steht: I.III.II.III.I. Verschwinden die Unterschiede zwischen den Zonen erster und zweiter Ordnung an gewissen Stellen der Kieme, so entsteht die oben erwähnte Anordnung, die die Formel I.II.I.II.I. ausdrückt. Auch da, wo die Unterschiede nur sehr geringe sind, wird man im Zweifel darüber sein können, welche der beiden zuletzt angeführten Formeln zutrifft (*Pachychlaena obesa*).

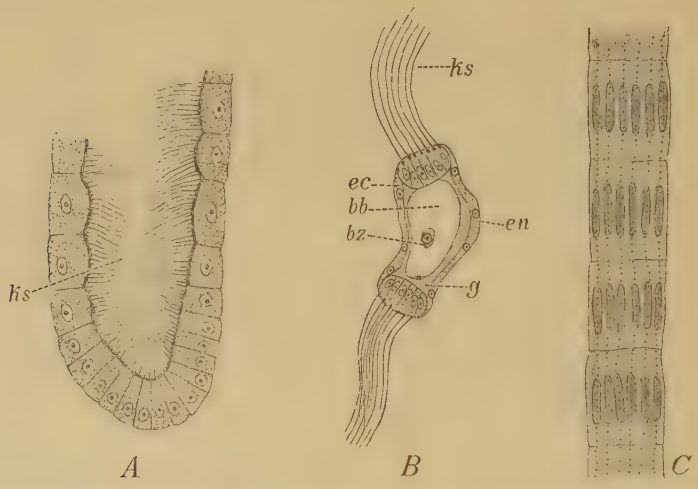
Häufig sind aber die schmäleren Zonen dritter Ordnung zahlreicher als die breiteren und stehen immer zu 2 oder 3 zwischen diesen letzteren. So verwirklicht sich z. B. die Formel: I.III.III.III.II.III.III.III.I. bei *Polycarpa viridis* und zuweilen bei *Phallusia mammillata;* oder die Regelmässigkeit erscheint etwas gestört, wie es bei *Polycarpa irregularis* der Fall ist: I.III.III.III.II,III.III.I. Auch in diesen letzteren Fällen können, wenn die Unterschiede zwischen den Zonen erster und zweiter Ordnung unmerklich werden, diese Formeln in die einfachere I.II.II.II.I.II.II.II.I., oder, wenn die Gegensätze zwischen den Zonen zweiter und dritter Ordnung schwinden, in I.II.II.II.II.II.II.II.I. übergehen (*Phallusia mammillata*; Fig. 12, Taf. XX).

Die Aussenwand stellt, soweit ich gefunden habe, überall ein flaches einschichtiges Epithel dar, dessen Elemente im ganzen Bereich einer Kieme sehr gleichartig gestaltet sind. Zumeist lassen sich sehr kleine cubische oder stärker abgeflachte Zellen wahrnehmen, häufig finden sich aber auch äusserst dünne, in Flächenansicht polygonal erscheinende Plattenzellen, so dass das gesammte Epithel membranartig aussieht und die stark abgeflachten Kerne in weiten Abständen stehen. Am besten erkennt man natürlich diese Verhältnisse auf Schnitten, die zwischen den Kiemenspalten durch grosse Strecken der Quer- oder Längsgefässe geführt worden sind (vgl. für *Clavelina:* Fig. 3, Taf. XIX; für *Ciona:* Fig. 14, Taf. XIX). Aber auch die Querschnitte durch die Kiemenreihen zeigen die schmale Aussenwand der Längsgefässe deutlich als ein flaches Epithel (vgl. für *Botrylloides:* Fig. 6, Taf. XX).

Die entodermale Innenwand zeigt fast überall durchaus das gleiche Verhalten wie die Aussenwand. Sie bildet stets ein einschichtiges flaches, oft membranartig feines Epithel (Fig. 3 u. 14, Taf. XIX, 6 u. 7, Taf. XX). Nur im Bereiche der zwischen den Spaltenreihen gelegenen Quergefässe ist zuweilen das Epithel ein wenig verdickt und aus cubischen Zellen zusammengesetzt, doch ist das durchaus nicht überall der Fall, und selbst da, wo längs der Quergefässe reifenförmige, in das Kiemendarmlumen vorspringende Ringfalten sich zu erheben beginnen, können diese durchaus oder zum grössten Theil von einem Plattenepithel begrenzt sein (vgl. für *Botrylloides:* Fig. 7, Taf. XX).

Die Wandungen der Kiemenspalten selbst, die wie ein Rahmen ein jedes Spiraculum umgeben, sind stets in eigenartiger Weise differenzirt, denn in ihnen wird das platte Epithel der Aussen- und Innenwand zu einem ansehnlich hohen Wimper- oder Geisselepithel, in dem die Einschichtigkeit allerdings gewahrt bleibt (épithélium stigmatique der französischen Autoren = Spiracularepithel). Die Breite dieses Spiracularepithels entspricht also den Tiefen der Kiemenspalten. Wenn auch nicht

Fig. 93.



A Halbschematische Darstellung einer Kiemenspalte von *Clavelina* bei Flächenansicht der Kieme $^{550}/_{1}$. B Durchschnitt durch ein interspiraculares Längsgefäss von *Clavelina* $^{733}/_{1}$. C Schematische Flächenansicht des Spiracularepithels.

bb = Blutbahn; *bz* = Blutzelle; *ec* = ektodermale Aussenwand der Kieme; *en* = Entodermepithel der Kiemenwand; *g* = Bindegewebsgallerte; *ks* = Kiemenspalte.

überall, so zeigen doch häufig hier die Zellen eine sehr regelmässige Anordnung. Sie können in Längsreihen stehen, und zwar zählt man am häufigsten 5—7 Reihen in der Breite des Spiracularepithels. Oft liegen die einzelnen Zellen genau neben einander, so dass ihre Kerne in regelmässigen Querreihen angeordnet sind (Textfig. 93, B u. C). Doch lässt sich das in der Regel nur auf kleineren Strecken feststellen, während an anderen Stellen an derselben Spalte erhebliche Störungen dieser Anordnung vorkommen können. Aus Textfigur A, B und C kann man entnehmen, dass die Zellen rechteckige, langgestreckte Platten darstellen, die mit der einen Längskante den Längs- und Quergefässen der Kieme, mit der anderen zumeist etwas vorgewölbten der Spaltenöffnung zugekehrt sind. Mit ihren grossen Seitenflächen stossen die Zellen einer jeden Querreihe an einander. Die Breiten der Zellplatten entsprechen also der Dicke des Epithels. In Uebereinstimmung mit diesen Zellformen sind auch die Kerne längsgestreckt, zuweilen sogar fast stäbchenförmig gestaltet. Doch zeigen Zell- und Kernformen nicht nur bei den verschie-

denen Arten, sondern auch an den verschiedenen Spalten eines Thieres erhebliche Unterschiede. An den jungen, erst in Bildung begriffenen Spiraculis z. B. treten die langen Plattenzellen noch nicht auf, und ebenso findet man häufig an den Enden der alten Spalten ganz abweichend gestaltete Zellen, die sich nach Carmin- oder Hämatoxylinbehandlung oft schon durch eine dunklere Färbung verrathen (Textfigur 93, A).

Die Zellen der Kiemenspaltenwandungen werden dadurch physiologisch sehr bedeutungsvoll, dass sie am freien Rande Cilien zur Entwicklung bringen. Mehrfach liess sich feststellen, dass die Cilien jeder Zelle in einer Längsreihe angeordnet sind, die genau in der Mitte verläuft. Bei *Fragaroides aurantiacum* zählte Maurice 15—17 Cilien in jeder Zelle. Die langen Geisseln, die zuweilen fast durch die ganze Breite der Kiemenspalten, wohl stets aber mindestens bis zur Mitte der Spaltenöffnung reichen, sind entweder mit verdickten Enden in den cuticularen Randsaum der Zellen eingesenkt, oder sie sitzen wie mit petschaftähnlich verbreiterten Basaltheilen der Zelloberfläche auf. Die Cilien sind in lebhaft schwingender Bewegung und treiben das Athmungswasser aus dem Kiemendarmlumen in den Peribranchialraum und in die Cloake. Möglicherweise erfolgt aber gelegentlich auch eine Umkehr in der Richtung des Wasserstromes.

Im Hinblick auf diese grosse Bedeutung der Cilienbekleidung des Spiralarepithels ist es besonders bemerkenswerth, dass Herdman bei einer Reihe einfacher (*Culeolus*, *Fungulus*, *Bathyoncus*) und zusammengesetzter (*Pharyngodictyon*) Ascidien, die zum Theil in nur wenigen, zum Theil nur in einem einzigen Exemplar bekannt geworden sind, überhaupt keine Geisseln oder Wimpern an den Spalten auffinden konnte. Da die Cilien sehr resistent und in der Regel auch an weniger gut conservirten Exemplaren ziemlich deutlich unterscheidbar sind, lassen sich die negativen Befunde auf Beobachtungsfehler kaum zurückführen*), und wir müssen das Fehlen gröberer Cilien als thatsächlich erwiesen ansehen. Dagegen glaube ich, dass im lebenden Thier ein feines Wimperkleid das Spiralarepithel bedecken muss, wenn der Kiemendarm seine respiratorische Bedeutung erfüllen soll. Solche feine Wimpern, wie sie sich auch an manchen anderen Stellen des Kiemendarmes finden, gehen bei der Conservirung leicht verloren.

Das Spiralarepithel geht in manchen Fällen (*Fragaroides*) ganz plötzlich und unvermittelt in das äussere und innere Plattenepithel der Kieme über; häufig aber ist der Uebergang ein allmählicher, indem nach aussen und innen zu die Zellen nach und nach niedriger und flacher werden. Dass das Spiralarepithel zu einem der beiden anderen Epithelien der Kieme, sei es zum äusseren ektodermalen oder zum inneren

*) Dafür spricht auch der Umstand, dass Herdman an den inneren Längsgefässen der Kieme von *Fungulus cinereus* Cilien nachzuweisen vermochte.

entodermalen, innigere Beziehungen erkennen liesse, als zum anderen, habe ich bei den vielen von mir darauf hin untersuchten Formen niemals erkennen können, und deshalb lässt sich im völlig entwickelten Thier weder auf eine ektodermale noch entodermale Herkunft der Kiemenspaltenwandungen schliessen. Aber auch die Untersuchung der Embryonalstadien hat bisher nicht völlig einwandsfreie Ergebnisse gebracht, weil auf den Querschnitten durch die in Bildung begriffenen Kiemenspalten sehr oft die Grenzen zwischen beiden Blättern mit Sicherheit nicht festzustellen waren. Immerhin haben die Beobachtungen von Seeliger (1893) ergeben, dass das Spiracularepithel bei *Clavelina* mindestens zum grössten Theil, bei anderen Formen vielleicht auch ganz, aus dem Entoderm des Kiemendarmes stammt.

c. Die Faltungen des Innenepithels der Kieme, das secundäre Gitterwerk.

An dem entodermalen Innenepithel der Kiemenwand treten in ganz bestimmten Richtungen verlaufende regelmässige Faltungen auf, die für die Systematik der Ascidien von der weitgehendsten Bedeutung sind. Nächst den Kiemenspalten sind es diese Faltungen und Fortsätze, die den Kiemen der verschiedenen Arten und Gattungen das charakteristische Aussehen verleihen. Die in das Kiemendarmlumen vorspringenden Erhebungen sind entweder lang ausgezogene Falten, die sich auch zu röhrenförmigen Gebilden abgliedern können, oder sie sind papillenförmige Fortsätze. Die Faltungen sind zweierlei Art; man kann sie nach der Richtung ihres Verlaufes als Quer- oder Ringfalten und als Längsfalten unterscheiden. Es giebt verhältnissmässig nur sehr wenige Ascidien, bei denen die Faltungen des Innenepithels des Kiemendarmes so unregelmässig verlaufen, dass sie sich nicht mit Sicherheit auf eine der beiden Arten zurückführen lassen. Alle diese Faltungen stellen in ihrer Gesammtheit das secundäre innere Gitterwerk der Kieme dar.

Sowohl die Längs- und Querfalten, als auch die Papillen umschliessen Blutgefässe, und damit erweisen sich jene Gebilde als ausserordentlich wichtige Mittel zur Vergrösserung der respiratorischen Oberfläche. Ueberdies tragen sie Bewimperung und unterstützen daher die Fortbewegung des Athmungswassers durch die Spaltöffnungen der Kiemenwand. Im Gegensatz zu den Interspiraculargefässen bezeichnet man diese Blutbahnen als innere Längs- und Quergefässe.

Mit der hier erwähnten physiologischen Bedeutung des secundären Gitterwerkes scheinen die Vorgänge nur wenig übereinzustimmen, die bei *Molgula ampulloides* zuerst von P. J. Van Beneden beobachtet und neuerdings von Selys-Longchamps und Damas (1900) bestätigt worden sind. Gelegentlich sollen sich nämlich in der lebenden *Molgula* die verschiedenartigen Faltungen, die das Innenepithel der Kieme entwickelt, so innig an einander und gegen die primäre Kiemenwand legen, dass die Spiracula vollständig verschlossen werden und das Athmungs-

wasser durch die Kiemenwand nicht hindurchtreten kann (vgl. oben p. 387), ausgenommen durch eine einzige besondere Perforation, die Van Beneden beobachtet zu haben glaubte, die aber in Wirklichkeit nicht vorhanden ist. Ein vollständiger Verschluss der Kiemenspalten in der angedeuteten Weise kann aber, wenn er überhaupt eintritt, im lebenden Thier nicht von steter Dauer, sondern nur eine vorübergehende Erscheinung sein. Es wäre denkbar, dass sie den Zweck hätte, das reine Athmungswasser möglichst lange in den Kiemen fest verschlossen zurückzubehalten, wenn durch irgend welche Umstände das umgebende Medium vorübergehend getrübt und zur Athmung untauglich wird.

1. **Querfaltungen.** Das erste und ursprünglichste Mittel zur Vergrösserung der respiratorischen Oberfläche der Ascidienkieme waren Querfaltungen des entodermalen Kiemenwandepithels, die sich zwischen den Kiemenspaltenreihen erhoben. Bei den meisten Synascidien sind diese Querfalten die einzigen Bildungen geblieben, die sich an der primären Kiemenwand entwickelten; nur wenigen Formen scheinen sie sowie auch alle anderen auf eine Oberflächenvergrösserung hinzielenden Faltungen vollkommen zu fehlen. Wenn freilich auch öfters bei der Beschreibung neuer Arten Faltungen des Kiemendarmepithels nicht erwähnt und auch nicht abgebildet wurden, so lässt sich daraus doch nicht immer mit Sicherheit auf ihren völligen Mangel schliessen, denn nur wenig weit in das Kiemendarmlumen vorspringende Erhebungen sind sehr leicht zu übersehen, mit Bestimmtheit zuweilen überhaupt nur in Schnittserien zu erkennen.

Naturgemäss muss jede Falte eine Fortsetzung der zwischen den beiden Epithelien der Kiemenwandung gelegenen primären Leibeshöhle enthalten. Je nach der Form und Grösse der Erhebungen wuchern Bindegewebe und Gallerte mit den die Blutbahnen darstellenden Lückenräumen in verschiedener Ausdehnung in sie hinein, und so entstehen die Gebilde, die man zumeist als innere Quer- oder Transversalgefässe bezeichnet hat. Sehr häufig sind aber diese Theile des Kiemendarmes von den zwischen den Kiemenspalten liegenden Interspiracularzonen und Interspiraculargefässen nicht scharf unterschieden worden, obwohl sie doch zweifellos als eine besondere, allerdings von diesen letzteren aus sich entwickelnde Bildung betrachtet werden müssen. Ich habe sie daher schon längst (1882) als querverlaufende Flimmerreifen oder auch Flimmerbogen bezeichnet, habe aber den letzteren der beiden Namen wieder aufgegeben, um Verwechselungen mit dem in der Präbranchialzone des Kiemendarmes verlaufenden wahren Flimmerbogen zu vermeiden. Herdman nennt sie „horizontal membranes“, ohne sie allerdings immer scharf von den anderen Quergefässen auseinander zu halten.

a. Die Flimmerreifen bilden sich auf jeder Seite des Kiemendarmes selbstständig als halbbogenförmige Hervorwölbungen der zwischen den Spaltenreihen gelegenen entodermalen Querzonen (vgl. Fig. 3, 4, 6, Taf. VII). So wie diese bestehen sie durchaus aus einem einschichtigen Epithel zumeist sehr kleiner Zellen. Fast überall sind die Zellen

sehr flach und dünn, nur auf der Höhe der Falte finden sich grössere und höhere prismatische Elemente, die auf der dem Darmlumen zugekehrten Seite feine Flimmern oder gröbere Cilien tragen und eine wulstförmige Verdickung des freien Randes bedingen. Diese Randpartie kann selbst bei den verschiedenen Flimmerreifen eines Thieres recht erheblich verschieden sein, wie sich aus der Vergleichung der Figuren 3 und 4 auf Taf. XIX für *Clavelina lepadiformis* ergiebt. In vielen Fällen ist allerdings von den Autoren ein Flimmersaum weder erwähnt noch gezeichnet, und es mag vielleicht auch vorkommen, dass Flimmern hier gänzlich fehlen, zumeist aber bin ich geneigt anzunehmen, dass eine Bewimperung vorhanden sein möchte, infolge ihrer spärlichen Entwicklung aber bei mangelhafter Conservirung übersehen worden sei.

Ventral zu nehmen die Flimmerreifen stets an Höhe ab und verlieren sich allmählich, ohne in der Regel den Endostyl zu erreichen. Dorsalwärts treten sie zumeist auf die Dorsalfalte und oft auch auf die an ihr sich entwickelnden Rückenzapfen über, und es können sich hier die Reifen der rechten und linken Seite mit einander vereinigen (vgl. für *Clavelina* Fig. 1, Taf. XIX).

In sehr vollkommener Ausbildung kommen die Flimmerreifen bei den Clavelinen vor. Mehr oder minder ansehnlich entwickelt sind sie bei den meisten Synascidiengattungen zu finden. Sie fallen hier besonders auf, weil die inneren Längsgefässe fast immer fehlen. Aber auch bei Monascidien mit wohl entwickelten Längsgefässen können die Quergefässe ansehnliche membranartige Falten darstellen (z. B. *Ascidia Challengeri, Asc. falcigera* in Texfigur 98 u. 100; *Polycarpa tinctor* (Textfigur 104); *Corella* in Fig. 3, Taf. XX und viele andere), die durchaus denen der Clavelinen ähnlich sind, obwohl es nicht immer feststeht, dass sie auch stets so wie diese immer nur aus einer continuirlichen Querfalte entstanden sind. Häufig trifft man sie bei allen Species einer Gattung, zuweilen aber scheinen sie bei einigen Arten zu fehlen, bei anderen vorzukommen. So sind sie z. B. bei *Botrylloides perspicuum* sehr deutlich ausgebildet; bei *Botr. rubrum* dagegen sind sie nur äusserst fein, durchaus aus einem zarten Plattenepithel gebildet, ohne Flimmerwulst (Fig. 7, Taf. XX), bei anderen Species dieser Gattung endlich hat man sie bisher überhaupt noch nicht beschrieben. Aehnliche Verschiedenheiten finden sich auch bei den verschiedenen Species der Gattung *Goodsiria*.

Fast immer ist der freie, in das Kiemendarmlumen vorspringende Rand der Flimmerreifen ganz glatt oder doch nahezu glatt. Zuweilen aber (*Glossophorum*) ist er mehr oder minder stark gewellt und gezähnt, in einzelne Lappen oder Zungen auslaufend. Auch bei *Rhodosoma callense* kommen nach Lacaze-Duthiers transversal verlaufende, bogenförmig ein- und ausgebuchtete, am freien Rande flimmernde Falten vor (vgl. Textfigur 97B). Heller hat sie allerdings in der gleichen Form nicht angetroffen, sondern fand nur an den Winkeln der Maschen zwischen den Quer- und Längsgefässen kurze, wimpernde Verbindungsmembranen.

Ebenso sind bei *Polycarpa molguloides* die Ränder der inneren Quergefässe an verschiedenen Stellen der Kieme mehr oder minder auffallend gewellt, fast krausenartig gefaltet. Diese letzteren Erscheinungen führen dann allmählich zu echten Papillenbildungen hinüber, die weiter unten (p. 416) besprochen sind. Unter den Synascidien scheinen sich echte Papillen an den inneren Quergefässen allerdings nur in der Gattung *Tylobranchion* und nach Sluiter (1895) bei *Polyclinum glabrum* zu entwickeln.

Ich habe diese zwischen den Kiemenspaltenreihen sich bildenden Flimmerreifen stets als wahre Horizontalfalten in vollem Zusammenhang mit dem Entodermepithel der primären Kiemenwand gesehen. Es mag aber wohl der Fall eintreten, dass hin und wieder an gewissen Stellen die Flimmerreifen oder vielleicht auch nur deren bewimperte Randsäume sich abtrennen und dann quer verlaufende Röhren entstehen, die die inneren Quergefässe umschliessen.

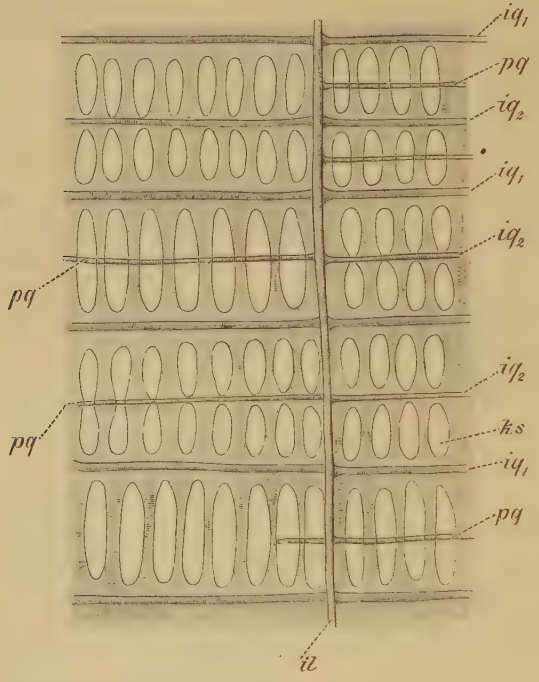
b. So wie diese Flimmerreifen zwischen den Kiemenspaltenreihen entstehen, entwickeln sich auch im Bereich der Spalten selbst innere, quer verlaufende parastigmatische Faltungen. Die Bildung dieser muss in etwas anderer Weise vor sich gehen als die der Reifen, denn innerhalb der Spaltenreihen fehlt natürlich ein continuirliches Entodermepithel; nur in den interspiracularen Längszonen zwischen den Kiemenspalten ist es zu finden, und nur von diesen Stellen aus können die über die Spalten quer hinwegziehenden Gefässe gebildet werden. Es entstehen also nicht lange, durch die ganze Breite der Kieme sich erstreckende einheitliche Querfalten, sondern jedes innere Quergefäss entwickelt sich gewissermaassen aus einer Reihe kleinerer Querfältchen, die ventral und dorsal zu über die benachbarten Kiemenspalten hinweg röhrenförmig weiter wachsen, um erst später mit einander zu confluiren und ein einheitliches parastigmatisches Quergefäss darzustellen. Diese kleinen ursprünglichen Querfältchen vermitteln die Befestigung des zum grossen Theil freiliegenden Quergefässes am Entoderm der primären Kiemenwand. Sie können sehr zahlreich, fast immer zwischen je zwei Kiemenspalten auftreten, oft aber liegen sie auch beträchtlich weiter auseinander, so dass ein ganz freiliegendes Stück des Quergefässes zwei, drei und noch zahlreichere Spalten kreuzt (*itg*$_2$ in Fig. 1 u. 2, Taf. XX).

Diese parastigmatischen Gefässe sind wohl zu unterscheiden von den intrastigmatischen Querbrücken, die mitten in den Kiemenspalten in der Ebene der primären Kiemenwand selbst auftreten und ein Spiraculum durch Quertheilung in zwei zerlegen. Neben dem Auftreten von neuen, selbstständigen Perforationen ist die Theilung der bereits vorhandenen das wichtigste Mittel zur Vergrösserung der Spaltenzahl. Die Unterscheidung der parastigmatischen und intrastigmatischen Quergefässe wird nur dann schwierig und selbst undurchführbar, wenn die ersteren sich in die Spalten einsenken und sie zerlegen, oder wenn

die letzteren in das Kiemendarmlumen zu vorwachsen und typische innere Querfalten hervorgehen lassen.

Darnach möchte es so scheinen, als ob es stets leicht sein müsste, diese parastigmatischen Quergefässe von den wahren Flimmerreifen zu unterscheiden. Das ist aber durchaus nicht immer der Fall. Da neue Kiemenspaltenreihen nicht immer durch neue und selbstständig auftretende Perforationen gebildet werden, sondern sehr oft dadurch entstehen, dass alle Spalten einer Querreihe nach und nach durch Quertheilung in zwei zerfallen (vgl. hier Fig. 1, Taf. XX), erhalten die ursprünglichen parastigmatischen Gefässe die gleiche Lage und Stellung zwischen den Kiemenspaltenreihen wie die Flimmerreifen. Die Uebereinstimmung kann eine vollständige werden, wenn dann die Gefässe nicht mehr durch zahlreiche kleinere Fältchen, sondern durch eine continuirliche, durch Verschmelzung von diesen aus entstandene Querfalte mit der primären Kiemenwand verbunden sind. So kann der Fall eintreten, dass eine Querfalte auf einer bestimmten Strecke wie ein parastigmatisches Quergefäss, auf einer anderen wie ein echter Flimmerreifen erscheint (vgl. die nebenstehende Textfigur 94). Andererseits dürften vielleicht auch, worauf schon oben hingewiesen wurde, die nach Art der Flimmerreifen entstandenen Querfaltungen dadurch einfachen Quergefässen ähnlicher werden können, dass ihre basalen Verbindungslamellen mit dem primären Kiemengitterwerk durch auftretende Perforationen in mehrere Stücke zerlegt werden. Jedenfalls lässt sich in den alten voll entwickelten Kiemen grosser Thiere sehr oft nicht feststellen, ob ein bestimmtes Gefäss auf diese oder jene Art der Querfaltenbildung zurückzuführen ist (*Ciona intestinalis, Phallusia mammillata*).

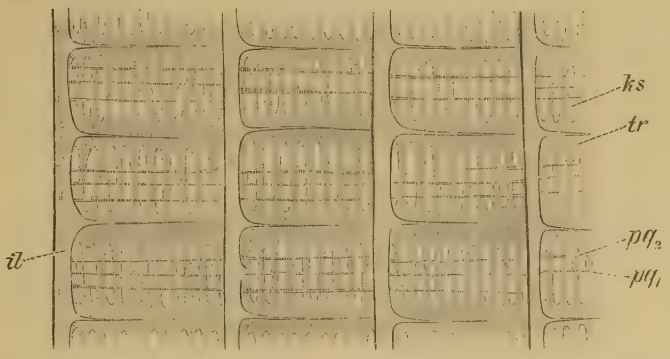
Fig. 94.



Schematische Darstellung der Vermehrung der Kiemenspaltenreihen durch Quertheilung der Spiracula.
il = inneres Längsgefäss; iq_1 u. iq_2 = innere Quergefässe 1′ und 2′ Ordnung; *ks* = Kiemenspalten; *pq* = parastigmatische Quergefässe, die Spalten halbirend und nach deren Theilung sich in innere Quergefässe zweiter Ordnung, beziehungsweise in Flimmerreifen verwandelnd.

Neben einer Kiemenspaltenreihe treten häufig mehrere parastigmatische Quergefässe auf, so dass die Spiracula von zahlreichen Querstäben wie überbrückt erscheinen. Diese Quergefässe sind dann in der Regel alle von annähernd der gleichen Stärke und ziemlich dünn. Erstrecken sie sich geradlinig über zahlreiche Spalten hinweg, so sind sie als Quergefässe leicht erkennbar (Textfigur 95). Sind sie aber noch so kurz, dass sie nur eine Spalte überbrücken, so ist es oft unmöglich zu

Fig. 95.



Stück aus der Kieme von *Cynthia formosa* Herd. (Nach Herdman.) $^{50}/_{1}$.
il = innere Längsgefässe; *ks* = Kiemenspalten; pq_1, pq_2 = parastigmatische Quergefässe erster und zweiter Ordnung; *tr* = Interspiraculare Querzonen.

entscheiden, ob es sich um ein sich bildendes parastigmatisches Quergefäss oder um die Theilung eines Spiraculums in zwei handelt.

c. So wie wir oben (p. 398) die im primären Kiemengitterwerk verlaufenden transversalen Interspiracular gefässe resp. die Interspiracularzonen als erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden konnten, lässt sich das auch bei den inneren Quergefässen, den Flimmerreifen und parastigmatischen Quergefässen, thun. Im Allgemeinen wird die Art und Weise der Anordnung und Vertheilung beider Gebilde die gleiche sein, da gewöhnlich, wenn überhaupt Querfalten sich bilden, über allen interspiracularen Querzonen die Faltungen entstehen. Da aber quer verlaufende Gefässe auch zwischen den transversalen Interspiracular gefässen vorkommen, ist ihre Zahl in der Regel grösser als die der letzteren, und man wird dann auch eine höhere Ordnungszahl innerer Quergefässe als transversaler Interspiracular gefässe zu unterscheiden haben. So sieht man z. B. in Fig. 1 u. 2 Taf. XX bei *Ciona* und *Polycarpa* nur eine Art interspiracularer Querzonen, während innere Quergefässe erster und zweiter Ordnung vorhanden sind.

Die Unregelmässigkeiten und individuellen Verschiedenheiten in der Anordnung der inneren Quergefässe sind zumeist erheblicher als die im primären Gitterwerk selbst. Im Besonderen erweisen sich die kleineren Gefässe zweiter und dritter Ordnung in Zahl und Vertheilung

recht variabel. Bei *Ascidiella aspersa* z. B. können die feinen, die Spalten überbrückenden inneren Quergefässe gänzlich fehlen, oder sie treten an verschiedenen Stellen unregelmässig auf, niemals überall gleichzeitig.

Individuelle Variationen zeigen sich namentlich in der Dicke und Stärke der inneren Quergefässe, indem man bei den einen Individuen dickere und dünnere, also Gefässe erster und zweiter Ordnung unterscheiden kann, während bei den anderen die Unterschiede wegfallen und alle Gefässe gleicher Ordnung zu sein scheinen. So sind z. B. bei *Ascidia plebeia* nach Herdman zumeist alle Gefässe gleich weit, zuweilen aber ist jedes vierte beträchtlich weiter als die drei dazwischen liegenden. Die Quergefässe stehen also hier entweder nach der Formel: I.I.I.I. oder I.II.II.I. Auch die meisten der oben (p. 399) für die Variabilität der transversalen Interspiraculargefässe angeführten Beispiele liessen sich an dieser Stelle nochmals vorbringen.

Individuelle Verschiedenheiten anderer Art kommen bei *Ascidia producta* vor. Hier können nämlich gewisse innere Quergefässe zweiter Ordnung. die als parastigmatische die Kiemenspalten überbrücken, mehr oder minder weit atrophiren, und gleichzeitig können auch die Papillen, die an den inneren Längsgefässen sitzen, an ihren Ursprungsstellen Rückbildungserscheinungen aufweisen.

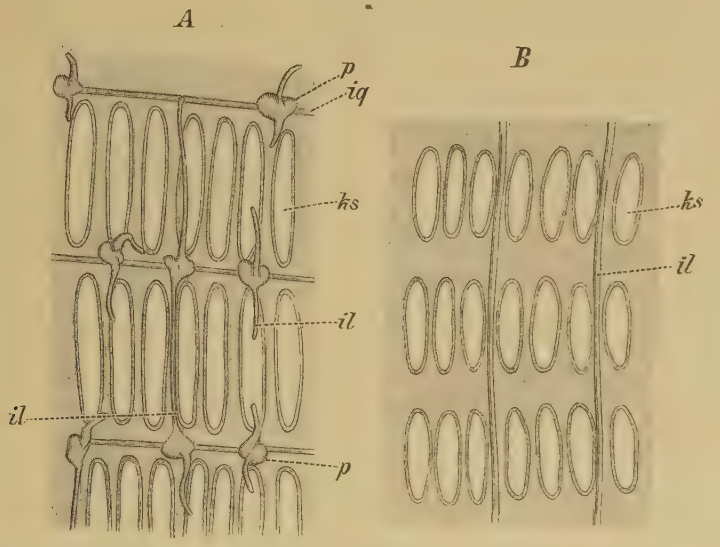
Zuweilen können innere Quergefässe gänzlich fehlen, wie aus der Beschreibung Sluiter's für *Ciona abdominalis* ersichtlich ist. Doch scheint es sich in diesem Fall wie bei *Ciona Flemingi* nicht nur um eine nur bei gewissen Individuen auftretende individuelle Varietät zu handeln, sondern um ein bereits festgelegtes Artmerkmal. Fast alle anderen *Ciona* entwickeln normaler Weise innere Quergefässe, und bei der hohen systematischen Bedeutung, die diesen zukommt, möchte man fast versucht sein, eine Auflösung der Gattung *Ciona* in zwei vorzunehmen.

2. **Längsfaltungen.** a. So wie die quer verlaufenden Gefässe entstehen auch die inneren Längsgefässe auf zwei verschiedene Weisen. Einmal bilden sie sich als einfache, die ganze Kiemenlänge durchziehende Längsfaltungen der longitudinalen Interspiracularzonen (siehe Textfigur 96 B) in einer ganz ähnlichen Weise wie aus den transversalen Zonen die Flimmerreifen. So wie bei diesen besteht auch hier die Wand aus einem einschichtigen flachen und selbst platten Epithel, das zumeist nur am freien Rande mehr oder minder merklich verdickt und mit Flimmern besetzt ist (vgl. für *Botrylloides* Fig. 6, Taf. XX). Die Flimmern sind wohl stets viel feiner als die die Kiemenspalten umgebenden Wimpern. Sehr häufig wurden sie übersehen, es mag aber auch sein, dass sie manchen Formen gänzlich fehlen.

Bei den meisten Botrylliden sind diese die inneren Längsgefässe umschliessenden Längsfaltungen die einzigen Gebilde, die eine Vergrösserung der respiratorischen Fläche bewirken (vgl. Fig. 5, Taf. XX), da in dieser Familie die inneren Quergefässe fast immer gänzlich fehlen oder wenigstens nur sehr schwach entwickelt sind. Ebenso ist es wohl

bei allen Jugendstadien der Polystyeliden der Fall, während bei alten, ganz entwickelten Thieren fast immer Quergefässe hinzutreten, die keiner Art gänzlich zu fehlen scheinen, wenn sie freilich zuweilen auch nur sehr wenig ausgeprägt und an manchen Stellen gar nicht nachweisbar sind (*Goodsiria placenta* var. *fusca* Herd. *G. pedunculata* Herd.). Unter den Monascidien sind diese Längsfaltungen der inneren Kiemenwand sehr allgemein verbreitet. Aber es ist im ausgebildeten Thier zumeist gar nicht mehr möglich, sie von den inneren Längsgefässen zu unterscheiden, die nach dem zweiten Typus sich entwickelt haben, da beide füglich

Fig. 96.



A. Halbschematische Darstellung des Kiemenkorbes einer *Perophora* von innen gesehen. B. Halbschematische Darstellung der Kieme eines *Botryllus* von innen gesehen. *il* = innere Längsgefässe; *iq* = innere Quergefässe; *ks* = Kiemenspalten; *p* = Papillen.

einen vollkommen übereinstimmenden Bau und gleiche Lagebeziehungen aufweisen können.

Lahille, und manche Forscher sind ihm darin gefolgt, bezeichnet die als Längsfalten auftretenden Gefässe als Längsrippen „côtes longitudinales“ und nimmt irrthümlicher Weise an, dass sie nur bei einer bestimmten Anzahl Familien (Botryllidae, Polystyelidae, Molgulidae, Cynthiidae) vorkommen, die er als Stolidobranchiata zusammenfasst. Andere französische Autoren (Pizon) haben die inneren Längsgefässe auch als „lames méridiennes“ bezeichnet, ohne sie allerdings, wie mir scheint, immer scharf von den Längsfaltungen der gesammten Kiemenwand auseinander zu halten. Selys-Longchamps und Damas (1900) nennen die inneren Längsgefässe „barres longitudinales“ und unterscheiden sie von den „côtes“, die nach ihnen immer nur ganze Gruppen von Längsgefässen bedeuten.

Der zweite Bildungsmodus der inneren Längsgefässe ist dadurch bestimmt (siehe Textfigur 96A), dass nicht eine continuirliche Falte sich erhebt, sondern dass einzelne getrennte Fältchen oder Zapfen auftreten, die nach vorn und hinten zu schlauch- oder röhrenförmig weiter wachsen, um zu inneren Gefässen sich zu vereinigen. Diese laufen demnach frei über die Kiemenspalten hinweg, um zunächst nur in den interspiracularen Querzonen zwischen den Spaltenreihen sich mit der primären Kiemenwand zu verbinden. Die basalen Theile der Ausstülpungen, aus denen die nach dem zweiten Typus gebildeten inneren Längsgefässe hervorgehen, stellen die Verbindungsstücke der letzteren mit der primären Kiemenwand dar. In der Regel sind sie klein und unansehnlich, trabekelartig gestaltet, oder sie erscheinen als kürzere oder längere Fältchen. In einigen Fällen erlangen diese Stücke eine ganz auffallende Grösse, so dass sie zu wichtigen Theilen der Kieme werden. In der Gattung *Rhopalopsis* und bei *Ecteinascidia Garstangi* finden sie sich als grosse dreieckige Lappen, deren Basaltheile in den Querzonen zwischen den Kiemenspaltenreihen ruhen und sich mit einander verbinden können, während die Spitzen die inneren Längsgefässe tragen. Auch bei *Corynascidia Suhmi* (Fig. 9, Taf. XX) bemerkt man als Träger der feinen Längsgefässe mächtige dreikantige Zungen, die auf den ersten Anblick wie echte Papillen erscheinen.

Die oben erwähnte Uebereinstimmung mit den auf die erste Weise entstandenen Längsgefässen wird vornehmlich dadurch herbeigeführt, dass einerseits die zahlreichen Verbindungsstücke mit dem primären Kiemengitterwerk zu einer Falte zusammenfliessen, andererseits die ursprünglich einheitliche Falte an ihrer Basis in mehrere getrennte Stücke sich auflöst, so dass nur am freien Rande ein zusammenhängender Röhrentheil bestehen bleibt. Es lässt sich zuweilen beobachten (*Molgula occulta*, *Ascopera nana*, *Ciona intestinalis*), wie dicht neben einander in einer Kieme die morphologisch ganz gleichwerthigen inneren Längsgefässe nach dem einen oder dem anderen Modus sich bilden können. Lahille hält die nach dem zweiten Modus entstandenen Längsgefässe für grundverschieden von den ersteren. Er nennt sie „sinus anastomotiques longitudinaux“ und glaubt, dass sie nur bei wenigen Familien zur Entwicklung gelangen, die er als Phlebobranchiata vereinigt. Bei manchen Formen würden diese Längsgefässe durch gegabelte Papillen vertreten, und aus diesen könnten sich weiterhin noch wahre Gefässe entwickeln. Die beiden hier unterschiedenen Arten von inneren Längsgefässen kämen aber niemals in einer Kieme neben einander vor und ebenso wenig bei nahe verwandten Formen. Daher ergebe sich die grosse systematische Bedeutung dieser Gebilde. Wie aber oben gezeigt wurde, finden sich zuweilen beide Gefässarten in nächster Nachbarschaft in einem Thiere vor.

b. Die Länge der inneren Längsgefässe kann verschieden sein. Da, wo typische Längsfaltungen der inneren Kiemenwand auf frühen Entwicklungsstadien auftreten, reichen sie wohl immer von vorn nach hinten

über die ganze Kieme (Botrylliden). Aber auch die nach dem zweiten Modus entstandenen Längsgefässe erstrecken sich zumeist durch die ganze Länge des Kiemendarms hindurch, wenn ihre Entwicklung zum Abschluss gekommen ist; auf jüngeren Stadien, bevor alle einzelnen Abschnitte mit einander verwachsen sind, erscheinen sie natürlich kürzer. Indessen findet man auch in alten Thieren neben den langen Gefässen beträchtlich kürzere und dünnere, die ihr Wachsthum beendigt zu haben scheinen und nur über wenige Kiemenspalten sich ausdehnen (vgl. hier Textfigur 92, p. 395). Ganz besonders zahlreich sind die kurzen Gefässe selbst bei alten Thieren von *Corella japonica*, *Ascidia longitudinalis*, und bei der Gattung *Perophora* scheinen lange, durch die ganze Kieme reichende innere Längsgefässe überhaupt nicht vorzukommen, sondern nur kürzere, über ein oder zwei Spaltenreihen sich erstreckende. Auch bei vielen Monascidien finden sich solche kurze, dünne Längsgefässe zuweilen nur als Verbindungsstücke zwischen zwei inneren Quergefässen. Eine bestimmte Gesetzmässigkeit in der Anordnungsweise der längeren und kürzeren Gefässe dürfte wohl nirgend bestehen.

c. So wie die Länge zeigen auch die Dicke und Form der inneren Längsgefässe erhebliche Verschiedenheiten, und im Zusammenhange damit erscheinen die Querschnitte durch die Organe recht verschieden gestaltet und die Lumina weiter oder enger. Bei den Ascidiiden sieht man sie im Durchschnitt sehr häufig stark gerundet, fast kreisähnlich (siehe Textfigur 106), während sie bei Molguliden und auch bei Cynthien oft seitlich stark zusammengedrückt, fast lamellenartig erscheinen (vgl. Textfigur 107, Fig. 1 u. 2, Taf. XXII). Da, wo nur sehr wenige Längsgefässe auftreten, sind sie in der Regel alle annähernd gleich weit und gleich geformt (Botrylliden). Wo aber zahlreiche Gefässe vorkommen und besonders da, wo diese verschieden lang sind, schwanken auch die Dicke und Weite sehr erheblich. Die kürzeren Längsgefässe sind zumeist beträchtlich dünner als die langen, die durch den ganzen Kiemendarm hindurchziehen. Jedoch sind auch diese letzteren durchaus nicht immer ganz gleichartig beschaffen, und häufig kann man sie je nach ihrer Stärke in zwei oder auch drei Gruppen einordnen. So wie die Quergefässe liessen sie sich dann als erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden, doch wäre damit nur wenig gewonnen, da eine gesetzmässige Anordnung der feineren und gröberen Gefässe gewöhnlich nicht zu beobachten ist (vgl. Textfigur 92). Treten neben dünnen Längsgefässen besonders starke auf, so sind diese letzteren wohl immer nach dem ersten Bildungsmodus als typische Falten entstanden, während umgekehrt die ganz feinen in der Regel nach dem zweiten Typus sich entwickelt haben.

Wenn auch die inneren Längsgefässe sehr oft nicht geradlinig verlaufen, so sind doch ihre Wandungen namentlich im freien, schlauchförmigen Randtheil in der Regel glatt. Nur bei verhältnissmässig wenigen Formen erscheint der Rand unregelmässig ein- und ausgebuchtet, an

manchen Stellen fast krausenartig gefaltet (*Styela bythia*, *St. oblonga*). Man wird diese Erscheinungen wohl als eine Vorstufe zur Papillenbildung auffassen dürfen. Allerdings muss man sich hüten, solche im normalen ausgestreckten Zustande vorkommende persistirende Faltungen mit denen zu verwechseln, die bei jeder stärkeren Contraction des Thieres auftreten und nach der Streckung wieder verschwinden.

d. Die Zahl der inneren Längsgefässe ist bei den verschiedenen Arten und Gattungen äusserst verschieden. Bei den kleinen Botrylliden (z. B. *Botryllus*, Fig. 5, Taf. XX) finden sich jederseits nur 3 Gefässe, bei den grossen Monascidien steigt die Anzahl auf mehrere Dutzende. Sind nur sehr wenige Gefässe vorhanden, so ist die Zahl in der Regel bei einer Art und zuweilen auch bei einer Gattung constant, und es scheint, dass fast in der ganzen Familie der Botrylliden (*Botryllus*, *Polycyclus*, *Botrylloides*, *Sarcobotrylloides*, *Symplegma*) immer oder fast stets nur 3 Gefässe vorkommen. Die jungen Thiere von *Symplegma viride* weisen die gleiche Zahl auf, in alten Individuen wird zuweilen jederseits ein Gefäss rückgebildet, so dass nur noch zwei bestehen bleiben. Andererseits steigt bei einigen *Botrylloides* (*B. gregalis*, *B. maeandrium*) die Zahl auf 5 (Sluiter). Ist die Zahl der Längsgefässe gross, so sind auch die individuellen Schwankungen erheblich und stehen im Grossen und Ganzen in einem gewissen Zusammenhang mit den oben erwähnten (p. 384) individuellen Variationen in der Zahl der Kiemenspalten.

e. Die Vertheilung und Anordnung der inneren Längsgefässe bieten manche charakteristische Besonderheiten. In vielen Fällen sind die Gefässe ziemlich regelmässig vertheilt und stehen daher in annähernd gleichen Abständen von einander. Doch gilt auch hier, was schon für andere Theile des Kiemendarmes erwähnt werden musste, dass an verschiedenen Stellen die Gleichmässigkeit mehr oder minder erheblich gestört sein kann. Von Bedeutung ist das Verhalten der Gefässe zu den Spiraculis. Sehr selten sind die Längsgefässe so zahlreich und so regelmässig gestellt, dass sie immer nur eine Spalte zwischen sich einschliessen. Bei *Ecteinascidia cuphues* scheint das nach Sluiter fast an allen Stellen des Kiemendarms der Fall zu sein, so dass die Anzahl der Gefässe und der Spiracula in jeder Reihe ziemlich genau übereinstimmt.

Bei *Ecteinascidia psammodes*, *Ciona abdominalis* rücken die inneren Längsgefässe etwas weiter von einander ab, und zwischen ihnen liegen in der Regel 2 Spalten; 2—3 Spiracula in jedem Zwischenfeld zählt man auch bei *Ecteinascidia turbinata*, *Ect. Garstangi*, *Ciona Flemingi*, *Cynthia torpida*, *Styela glans*, 3—4 bei *Rhopalopsis fusca*, *Rh. crassa*, *Ascidia cylindracea*, 4—5 bei *Ascidia despecta*, *Ciona Savignyi* u. s. w. Für die nächst höheren Zahlen lassen sich leicht viele Beispiele anführen, und endlich erscheinen die Gefässe nur in so weiten Entfernungen von einander, dass sich 1—2 Dutzend Kiemenspalten zwischen ihnen entwickeln können (z. B. *Microcosmus polymorphus*, *Styela grandis*).

Bezüglich der Zahl der Kiemenspalten zwischen je zwei Längsgefässen kommen zahlreiche individuelle Verschiedenheiten vor, und sehr häufig verhalten sich auch in ganz regelmässig gebauten Kiemen verschiedene Stellen verschieden. Bei *Ciona intestinalis* z. B. lässt sich ein ziemlich regelloses Variiren feststellen. Zumeist finden sich 4 bis 5 Spalten in jedem durch die Quer- und Längsgefässe gebildeten Rechteck (Fig. 1, Taf. XX), oft auch 6—7, selten noch mehr bis zu 10.

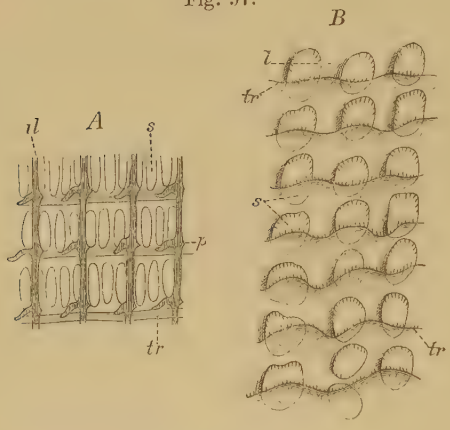
Bei den meisten Ascidien ist die Vertheilung der inneren Längsgefässe eine noch unregelmässigere, und so entstehen in der Kieme Längszonen von sehr verschiedener Breite. Während an den einen Stellen die Gefässe so nahe aneinander rücken, dass zwischen ihnen kaum noch eine Kiemenspalte (*Polycarpa glomerata*) Platz findet, stehen sie an anderen so weit von einander ab, dass ungefähr ein Dutzend und noch mehr Perforationen die Zwischenzone durchbrechen können. Zu dieser unregelmässigen Anordnung tritt noch hinzu, dass die Längsgefässe durchaus nicht immer ganz parallel verlaufen, sondern vorn oder hinten sich bald einander nähern, bald von einander entfernen, so dass die zwischen ihnen verlaufenden Längszonen an den verschiedenen Stellen verschiedene Breiten besitzen und dem entsprechend auch von einer wechselnden Zahl Spalten vorn, hinten und in der Mitte durchsetzt werden.

Die eben erwähnte Annäherung der inneren Längsgefässe an bestimmten Stellen der Kieme führt zur Bildung von Gefässgruppen. Selys-Longchamps und Damas (1900) haben neuerdings die Bezeichnung „côtes longitudinales“ lediglich auf diese Längsgefässgruppen beschränkt. Wohl nur sehr selten (*Molgula ampulloides*) sind sämmtliche Längsgefässe einer Kieme zu Gruppen angeordnet; zumeist bleiben zwischen diesen Rippen in mehr oder minder unregelmässiger Vertheilung vereinzelte Gefässe bestehen. Im einfachsten Fall rücken immer nur 2 innere Längsgefässe dicht aneinander; meist sind es aber 3—6 oder noch mehr, die eine Gruppe bilden (vgl. Fig. 15, Taf. XX). Uebrigens ist die Zahl der in eine sog. Rippe einbezogenen Längsgefässe nicht einmal bei den verschiedenen Gruppen einer Kieme fest bestimmt, denn zumeist kommen recht erhebliche Verschiedenheiten vor. Dagegen ist die Zahl der Gefässgruppen, obwohl auch sie individuelle Schwankungen aufweisen kann, bei einer Art und selbst bei manchen Gattungen ziemlich constant. Es hat daher Herdman diesen Längsgefässgruppen eine hohe Bedeutung zuerkennt, indem er sie mit den weiter unten (p. 436) behandelten Längsfaltungen des gesammten Kiemendarmes homologisirte resp. als deren rudimentäre Andeutungen betrachtete.

f. Auf gewisse individuelle Variationen in der Zahl, Grösse und Anordnung der inneren Längsgefässe habe ich oben bereits aufmerksam gemacht. Zuweilen gehen aber die Unterschiede so weit, dass bei manchen Individuen die Gefässe eine sehr weitreichende Reduction erfahren, ja auch vollständig schwinden können. Das scheint bei *Symplegma viride* im Alter ziemlich regelmässig mit einem der drei sich entwickelnden

Längsgefässpaare der Fall zu sein (vgl. oben p. 412), und auch bei *Rhodosoma pyxis* können hin und wieder Längsgefässe fehlen (Traustedt). Sehr beträchtliche individuelle Verschiedenheiten müssten bei *Rhodosoma callense* vorkommen, wenn die Darstellungen, die Heller (1875) und Lacaze-Duthiers (1865) gaben, zutreffend sind. Ich habe die Abbildungen, die diese beiden Autoren veröffentlichten, als Textfigur 97 hergesetzt. Abgesehen von der Form der Kiemenspalten fällt der Mangel stärker hervortretender innerer Längsgefässe in Lacaze's Zeichnung auf. Papillen sind zwar nicht abgebildet, werden aber im Text erwähnt. Ausserdem bestehen nicht unwichtige Gegensätze in den Angaben der beiden Autoren über bewimperte Quermembranen (vgl. oben p. 404), so dass wohl der Zweifel berechtigt ist, ob beide Forscher überhaupt dieselbe Art untersucht haben.

Fig. 97.



A. Kiemenkorb von *Rhodosoma callense* nach Heller.
B. Nach Lacaze-Duthiers.
il = innere Längsgefässe; *l* = interspiraculare Längszonen; *p* = Papillen; *s* = Kiemenspalten; *tr* = Quergefässe.

Sehr auffallende individuelle Verschiedenheiten weisen, wie die Untersuchungen Roule's dargethan haben, die inneren Längsgefässe in der Gattung *Ascidiella* auf. Als typisches Verhalten haben zahlreiche mit Papillen besetzte innere Längsgefässe zu gelten, wie sie in ähnlicher Weise auch bei den Gattungen *Ascidia* und *Phallusia* vorkommen. Bei *Ascidiella scabra* und *Asc. cristata* finden sich neben diesen normalen Kiemenformen sehr abweichend gestaltete, und zwar treten die Verschiedenheiten bei den Nachkommen desselben Mutterthieres auf. Es können nicht nur die inneren Längsgefässe, sondern auch die Papillen vollkommen fehlen und dann gleichzeitig noch die Kiemenspalten besonders gross erscheinen (vgl. Fig. 4, Taf. XX). Bei *Ascidiella lutaria* scheinen sogar regelmässig die inneren Längsgefässe zu fehlen, und auf den inneren Quergefässen sitzen nur kurze Papillen, die die Stellen andeuten, auf denen jene entspringen müssten (Fig. 8, Taf. XX).

g. Bei so weit gehenden individuellen Verschiedenheiten sollte es fast scheinen, als ob die inneren Längsgefässe für die Systematik der Ascidien nur eine untergeordnete Bedeutung besitzen könnten. Eigenthümlicher Weise sind aber gerade in neuester Zeit, nachdem diese Variationen bekannt geworden waren, diese Organe als Merkmale von ganz besonderer Wichtigkeit in den Vordergrund gestellt worden. Das Bestreben, die Systematik der Ascidien auf Verschiedenheiten der inneren Längsgefässe, auf ihr Vorkommen oder Fehlen, zu gründen, geht auf

Lahille zurück. Wie schon im ersten Abschnitt dieses Werkes (p. 74) bemerkt wurde, hat dieser Forscher sämmtliche Ascidien, Dolioliden und Pyrosomen als Eutremata zusammengefasst und lediglich nach dem Verhalten der Längsfaltungen im Kiemendarm in 3 Ordnungen eingetheilt. Den Aplusobranchiata fehlen innere Längsgefässe (hierhin rechnet unser Autor aber irrthümlicher Weise auch die Pyrosomen, die doch sehr wohl entwickelte innere Längsgefässe haben); die Phlebobranchiata und Stolidobranchiata haben innere Längsgefässe, doch sollen sie sich bei den ersteren nur nach dem zweiten oben beschriebenen Bildungsmodus entwickeln, während sie bei den letzteren allein als typische Längsfalten nach dem ersten Modus entstehen und als wahre Längsrippen „côtes longitudinales" bezeichnet werden. Bei den meisten Stolidobranchiaten treten überdies Längsfaltungen der gesammten Kiemenwandungen hinzu, die als „vrais plis méridiens" bezeichnet werden und weiter unten (p. 436) eingehender besprochen sind. Ich habe aber bereits oben (p. 410) dargethan, dass ein so scharfer Unterschied zwischen beiden Arten von Längsgefässen nicht besteht, dass beide vielmehr in der Kieme eines Thieres neben einander vorkommen können und durchaus nicht die eine und die andere auf zwei ganz verschiedene Ascidiengruppen beschränkt sind. Darnach kann ich die beiden Gruppen der Stolidobranchiata und Phlebobranchiata als natürliche, den verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien entsprechende nicht anerkennen, obwohl von mehreren Seiten noch jetzt an Lahille's Auffassung im Wesentlichen festgehalten wird.

So anerkennt z. B. Garstang (1895) diese drei Ordnungen der Eutremata, von denen er in richtiger Würdigung der Unterschiede Pyrosomen und Dolioliden abgetrennt hat. Auch das System Sluiter's, das man seltsamer Weise als das „einzige natürliche" gepriesen hat, unterscheidet sich nicht viel von dem Garstang's oder Lahille's, wenngleich auch neue Gruppenbezeichnungen eingeführt werden; jedenfalls finden wir in ihm das gleiche Merkmal der Beschaffenheit der Kieme als oberstes Eintheilungsprincip verwerthet. Nur auf die socialen Ascidien will Sluiter diesen Gesichtspunct nicht anwenden. Er hält diese Gruppe als eine „natürliche" Ordnung aufrecht, während Lahille ihre einzelnen Gattungen bei verschiedenen Familien der Aplusobranchiaten und Phlebobranchiaten untergebracht hatte. Die so durch Abzweigung aller socialen Ascidien wesentlich eingeengte Ordnung der Aplusobranchiata bezeichnet Sluiter als Ascidiacea merosomata, während er die Phlebobranchiata und Stolidobranchiata nur als Unterordnungen bewerthet und als Ascidiacea holosomata zusammenfasst. Natürlich kann die verschiedene Entstehungsweise der inneren Längsgefässe nach meinen oben mitgetheilten Darlegungen auch nicht den systematischen Werth besitzen, der ihr im Systeme Sluiter's eingeräumt wird, und ich bin daher ausser Stande, Phlebobranchiata und Stolidobranchiata auch nur im Sinne Sluiter's anzuerkennen.

Ebenso erscheint es mir zweifelhaft, ob die merosomen und holosomen Ascidien Sluiter's in der That zwei natürliche, auf Blutsverwandtschaft der betreffenden Gattungen begründete Ordnungen sind. Zwar hat auch Herdman (1899) noch ganz neuerdings die Bezeichnungen Merosomata (Chalarosomata) und Holosomata (resp. Pectosomata) angewendet. Aber es geschah das doch in einer ganz anderen Bedeutung, denn es werden darunter nur zwei Gruppen der Synascidien verstanden, bei denen entweder eine Gliederung des Körpers in Thorax und Abdomen vorhanden ist oder fehlt, während Sluiter auf das Vorkommen und Fehlen von Längsgefässen den Nachdruck*) legt und daher zu den Holosomen nicht nur Monascidien, sondern von den Synascidien auch die Botrylliden und Polystyeliden rechnet.

Dass eine strenge Durchführung dieses letzteren Gesichtspunctes nicht immer möglich ist, beweisen die oben angeführten Fälle individueller Variationen, in denen die inneren Längsgefässe sammt Papillen vollständig schwinden können (*Ascidiella scabra, As. cristata*), und vor Allem die *Ascidiella lutaria,* bei der die Gefässe normaler Weise zu fehlen scheinen, obwohl meines Erachtens darüber kein Zweifel bestehen kann, dass diese Form eine *Ascidiella* ist. Hätten die inneren Längsgefässe wirklich die Bedeutung, die ihnen von gewisser Seite zugesprochen wird, so müsste die *Asc. lutaria* nicht nur aus der Gattung *Ascidiella* und aus der Familie der Ascidiidae entfernt werden, sondern sie wäre auch aus der Ordnung der Phlebobranchiaten zu streichen und zu den Aplusobranchiaten (Merosomata) zu stellen. Das Widersinnige eines solchen Verfahrens liegt auf der Hand.

Uebrigens giebt es noch eine Anzahl anderer Gattungen, die der inneren Längsgefässe entbehren, die aber trotzdem von Sluiter und den Anhängern seines Systems inconsequenter Weise zu den Holosomen und nicht zu den Merosomen gezählt werden. Es sind das gewisse Ascidiiden. Die Gattung *Hypobythius* hat ganz unregelmässig gestellte rundliche Kiemenspalten, die Innenwand der Kieme aber springt, wenn sie auch nicht vollkommen glatt erscheint, nirgends zur Bildung von Längsgefässen und typischen inneren Quergefässen vor. Bei der zu den Corellinen gehörenden Gattung *Agnesia* sind zwar zwischen den Reihen der mächtigen Spiralspalten innere Quergefässe, auf denen Papillen sitzen, vorhanden, aber innere Längsgefässe fehlen ebenfalls. Das Gleiche ist bei der Gattung *Corellascidia* der Fall, nur dass hier die Spiracula die Gestalt von etwas unregelmässigen länglichen Rechtecken haben.

3. **Papillen.** Die in das Kiemendarmlumen vorspringenden zapfenförmigen Erhebungen entstehen entweder im innigsten Zusammenhang gleichzeitig mit den inneren Längsgefässen oder später als diese als selbstständige Ausstülpungen. Im ersteren Fall (primäre Papillen)

*) Auf ein anderes unterscheidendes Merkmal kann an dieser Stelle nicht eingegangen werden.

erhebt sich das Entodermepithel der primären Kiemenwand an bestimmten Stellen in den die Kiemenspaltenreihen trennenden Querzonen zu unregelmässig geformten Zapfen, die entweder durch einfache Gabelung des freien Endes oder durch besondere selbstständig auftretende Ausstülpungen je einen nach vorn und hinten gerichteten schlauchförmigen Fortsatz entsenden, aus dem das innere Längsgefäss sich entwickelt (vgl. Textfigur 96 *A*). Das freie Innenende des Zapfens kann dann noch beträchtlich weiter wachsen und sich ansehnlich über die Längsgefässe erheben (z. B. *Perophora*). Im zweiten Fall sind die inneren Gefässe bereits vorhanden oder mindestens angelegt, wenn die Zapfen auftreten, und zwar erfolgt deren Bildung zumeist durch Ausstülpungen des Epithels der inneren Längsgefässe, seltener der Quergefässe. Lahille hat sie secundäre Papillen genannt.

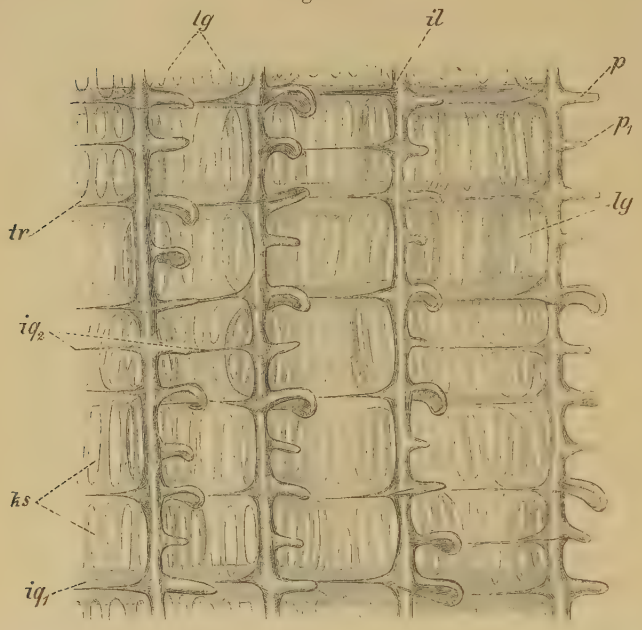
Die Papillen oder Seitenzapfen werden von einem durchaus einschichtigen Entodermepithel umschlossen. Aehnlich wie in den Rückenzapfen (vgl. oben p. 353) wechseln auch hier Plattenepithel, cubisches und bewimpertes cylindrisches Epithel in sehr mannigfacher Weise mit einander ab. Im Inneren finden sich stets lacunäre Blutbahnen, die entweder direct an das Epithel grenzen oder zunächst noch von einer sehr dünnen Schicht der die primäre Leibeshöhle erfüllenden Gallerte umschlossen werden. Die Papillen haben daher in erster Linie die Aufgabe, die athmende Kiemenfläche zu vergrössern. Nebenbei mögen sie auch dadurch von einiger Bedeutung sein, dass sie in den Kiemendarm eingetretene Nahrungsthiere zurückhalten oder wenigstens deren Wiederaustritt erschweren. Besonders scheinen dazu geeignet die löffelförmigen Seitenzapfen der *Ascidia falcigera* (Textfigur 100). An der Basis der Papillen kann man daher häufig in den nach hinten zu sich bewegenden Schleimfäden Nahrungstheile antreffen. Muskeln habe ich im Mesenchym der Zapfen nie beobachtet, ich nehme daher an, dass die Gebilde starr und unbeweglich verharren.

Es darf an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben, dass Heller (1877) eine ganz andere Ansicht über die physiologische Bedeutung der Papillen geäussert hat. Ihre Function soll die gleiche sein wie die, die er den Endocarps der Cynthien zuschreibt; diese Organe sollen nämlich eine Stauung des Blutes in den Gefässen verhindern und ein Ausweichen der Blutströme in diesen seitlichen Divertikeln ermöglichen.

Gewöhnlich steht eine jede Papille an der Kreuzungsstelle der inneren Längs- und Quergefässe (Fig. 1, Taf. XX), und damit ist die Zahl der ersteren durch die der letzteren fest bestimmt. Stets finden sie sich, wo sie überhaupt vorkommen, an den Gefässen erster und auch zweiter Ordnung, wenn diese zwischen den Kiemenspaltenreihen verlaufen, so dass die Papillen die vier Eckpunkte eines Rechtecks bezeichnen, dessen Höhe der einer Kiemenspalte und dessen Länge der Entfernung zweier inneren Längsgefässe entspricht (vgl. Textfigur 98). Zuweilen entspringen die Papillen nicht genau an den Kreuzungspuncten, sondern auf den inneren Längsgefässen bald ein wenig mehr nach vorn, bald nach

hinten zu verschoben (*Pachychlaena oblonga*). Diese Papillen, die an den Ecken der durch die inneren Quer- und Längsgefässe gebildeten Hauptmaschen liegen, werden als Hauptpapillen oder Papillen erster Ordnung bezeichnet. Oft sind sie die einzigen Seitenzapfen der Kieme, häufig aber finden sich zwischen ihnen an den Längsgefässen kleinere und abweichend geformte, die man zweiter Ordnung oder intermediäre Papillen nennt. Zumeist entspringen die Intermediärpapillen an den Stellen, an welchen die parastigmatischen Quergefässe sich den inneren Längsgefässen verbinden (Fig. 1, Taf. XX). Wenn nach Theilung einer Kiemenspaltenreihe in zwei in der oben (p. 406) geschilderten Weise die ursprünglich eine Spaltenreihe kreuzenden parastigmatischen Quergefässe zu Flimmerreifen werden und zwischen die zwei neu gebildeten Reihen zu

Fig. 98.



Kieme der *Ascidia Challengeri* Herd. von innen gesehen. (Nach Herdman.) $^{50}/_{1}$.

Fig. 99.

Kieme der *Phallusia mammillata* von innen gesehen. Circa $^{50}/_{1}$. *il* = innere Längsgefässe; iq_1 u. iq_2 = innere Quergefässe erster und zweiter Ordnung resp. parastigmatische Quergefässe; *ks* = Kiemenspalten; *lg* = Längsgefässe der primären Kiemenwand; *p* = Papillen; p_1 = intermediäre Papillen; tr_1 u. tr_2 = Transversalgefässe erster und zweiter Ordnung der primären Kiemenwand.

liegen kommen, haben auch die intermediären Papillen die gleiche Lage gewonnen und können nach weiterem Wachsthum sich noch zu Hauptpapillen entwickeln. Es scheint, dass zumeist die Intermediärpapillen an den Längsgefässen früher auftreten als die parastigmatischen Quergefässe sich bilden, so dass sie zunächst ganz isolirt und frei sich erheben. Textfigur 98 zeigt für *Ascidia Challengeri* alle diese Entwicklungsstadien dicht neben einander in einer Kieme: 1) freie Intermediärpapillen, 2) Papillen im Zusammenhang mit parastigmatischen Quergefässen, 3) die Intermediärpapillen nach vollzogener Zweitheilung einer Spaltenreihe.

Es ist durchaus nicht immer der Fall, dass die freien in der Mitte einer Kiemenspaltenreihe auftretenden Intermediärpapillen weiterhin noch mit parastigmatischen Quergefässen sich verbinden müssen, sondern die Bildung dieser kann ganz unterbleiben. In Textfigur 99 habe ich ein Stück der Kieme einer ganz alten ausgewachsenen *Phallusia mammillata* gezeichnet, und man sieht in ganz regelmässigen Stellungen die freien Intermediärpapillen ohne jede Spur von sie verbindenden parastigmatischen Quergefässen. Das Gleiche findet sich bei *Ascidia fusiformis* Herd., *A. lata*, *A. depressa* und manchen anderen. Während diese Quergefässe hier von allem Anfang an fehlten und bestimmt nicht auf einem jüngeren Stadium etwa vorhanden waren und dann erst rückgebildet wurden, kann das letztere nach Roule an verschiedenen Stellen der Kieme bei *Ascidia producta* eintreten. Indem die parastigmatischen Quergefässe und gleichzeitig auch die basalen Theile der Papillen atrophiren, bleiben nur deren Spitzen als kleine freie Intermediärzapfen bestehen.

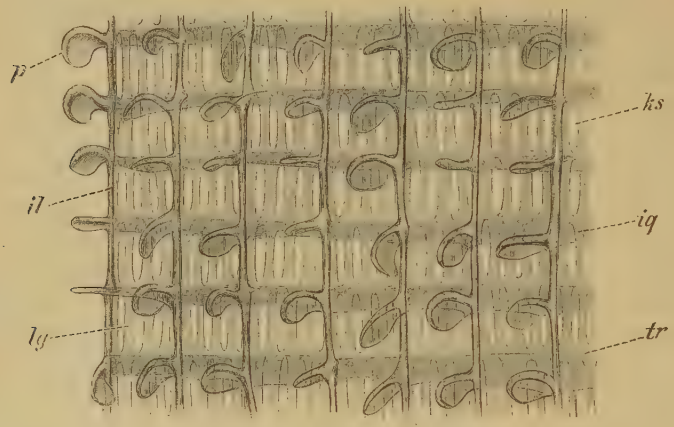
Die Gestalt der Papillen ist recht verschieden und variirt ein wenig nicht nur bei verschiedenen Individuen einer Art, sondern auch an verschiedenen Stellen derselben Kieme. Da, wo Papillen erster und zweiter Ordnung vorkommen, sind sie in regelmässiger Weise zumeist genau alternierend angeordnet und unterscheiden sich recht auffallend durch ihre Form und Grösse. Bei nahe Verwandten erscheinen die Papillen oft sehr verschieden gestaltet, bei im System weiter von einander Entfernten oft sehr ähnlich, so dass ihrer Form eine erheblichere systematische Bedeutung nicht zukommt. Eine constante, an allen Stellen der Kieme auftretende Verschiedenheit der Papillen wird höchstens zur Aufstellung einer besonderen Species, vielleicht aber nur Varietät Veranlassung geben können.

Ganz glatte zapfenförmige Papillen kommen wohl nur sehr selten vor, dagegen trifft man häufig fingerförmige oder schlauchförmige an, die an ihrer Basis verdickt sind und mehr oder minder unregelmässige Ausstülpungen und lappenförmige Fortsätze tragen (Fig. 1, Taf. XX). Seltener sind auch abgeflachte, platte oder gar löffelförmige (*Ascidia falcigera*, Textfigur 100) Papillen. Bei *Ascidia longitubis* Traust. sind die Papillen birnförmig gestielt und alle ziemlich gleich gross, bei *Ascidia compta* Sluiter kommen neben ganz ähnlich geformten Hauptpapillen kleinere

schlauchförmige intermediäre vor, die durch parastigmatische Quergefässe nur unvollkommen verbunden erscheinen.

Unter den Molguliden fand Heller (1877) bei *Molgula impura* Kiemenpapillen auf. Im Gegensatz zu den Ascidiiden sind sie hier ganz unregelmässig vertheilt; besonders sitzen sie an den Quergefässen, fehlen

Fig. 100.



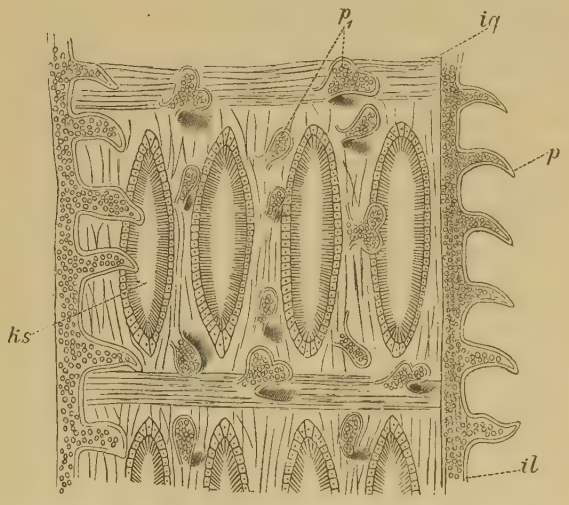
Kieme der *Ascidia falcigera* Herd. (Nach Herdman.) $^{50}/_{1}$.
il = innere Längsgefässe; *iq* = innere Quergefässe, membranartige Faltungen; *ks* = Kiemenspalten; *lg* = Längsgefässe der primären Kiemenwand; *p* = Papillen; *tr* = Transversalgefässe der primären Kiemenwand.

aber auch nicht an den Längsgefässen. Sie treten als hohle rundliche oder zapfenförmige Fortsätze des Kiemenentoderms auf und sind am zahlreichsten und grössten auf der Dorsalseite in der Nähe der Dorsalfalte. Hier finden sie sich sowohl am vorderen als hinteren Rande der stärkeren Quergefässe und erlangen öfters birnförmige Gestalt, indem ihr Basaltheil sich verjüngt. In einer ähnlichen unregelmässigen Vertheilung entspringen bei *Molgula socialis* überall am secundären inneren Gitterwerk und auch seitlich vom Endostyl an dem von Kiemenspalten noch nicht durchbrochenen Entodermepithel kleine Papillen in grosser Zahl. Ebenso kommen bei *M. occidentalis* Traustedt Papillen vor. Bei anderen Molguliden (z. B. *Ctenicella Lanceplaini*) treten kleine zahnförmige oder auch grössere zapfenförmige Fortsetzungen, so wie es die echten Papillen thun, nur an den inneren Längsgefässen auf, und zwar sind sie fast ausschliesslich auf das hinterste Kiemenende beschränkt, wo sie zuweilen eine ganz ansehnliche Grösse erlangen und wie die Papillen der Ascidiiden erscheinen können.

Auch den Cynthideen fehlen nicht immer die Papillen. Am ansehnlichsten sind sie bei *Microcosmus miniaceus* entwickelt, woselbst sie in zwei verschiedenen Formen auftreten (Textfigur 101). Wie die normalen Papillen in anderen Gruppen, nur zahlreicher, wie es scheint, und dichter

an einander gelagert, finden sich hier an den inneren Längsgefässen grosse, zungenförmige Fortsätze, und ausserdem treten noch in ganz regelloser Vertheilung an den Quergefässen und zwischen den Kiemenspalten zahlreiche kolbenförmige, vielfach an der Spitze in zwei Theile gespaltene Papillen von wechselnder Grösse auf (Sluiter). Bei *Polycarpa viridis* finden sich winzige zitzen- oder zapfenförmige, zuweilen auch an der Spitze geknöpfte Tentakelchen, die vereinzelt stehen, oder mit ihren basalen Enden zu einer festen Gruppe verwachsen sind. Diese Papillen scheinen nur bei gewissen Individuen vorzukommen und sitzen dann in grösserer Zahl dicht neben einander auf den inneren Längs- und Quergefässen an den Winkeln, wo beide auf einander stossen.

Fig. 101.



Stück der Kieme von *Microcosmus miniaceus* Sluit. von innen gesehen. (Nach Sluiter.)
il = innere Längsgefässe; *iq* = innere Quergefässe; *ks* = Kiemenspalten; *p* = zungenförmige Papillen an den Längsgefässen; p_1 = regellos vertheilte Papillen.

Die Grösse der Papillen ist stets nur gering, sie variirt wie die Gestalt. Da die Papillen sich zumeist nicht ganz senkrecht erheben, sondern nach hinten, seltener nach vorn, nach der Bauch- oder Rückenseite zu geneigt sind, sieht man sie gewöhnlich Theile von einer oder zwei Kiemenspalten überdecken; selten werden sie grösser.

Besonders klein sind namentlich die Intermediärpapillen, und zuweilen erscheinen sie nur wie Auszackungen des freien Randes der inneren Längsgefässe. An manchen Stellen der Kieme sind sie dann überhaupt nicht mehr nachweisbar, oder man sieht sie nur hin und wieder als ganz kleine knopfförmige Erhebungen auf den Längsgefässen (*Ascidia sabulosa*, *Ascidiella virginea*). In solchen Fällen kann es dann zweifelhaft erscheinen, ob überhaupt noch wahre Papillen vorhanden sind, oder ob es sich nur um gewisse unregelmässig geformte innere Längsgefässe handelt von solcher Art, wie sie oben (p. 412) beschrieben wurden.

Papillen, die eine Länge von 0,2—0,3 mm erreichen, gelten bereits als ansehnlich gross (*Ascidia mentula*, *Asc. conchilega*); bei anderen Arten derselben Gattung messen sie nur 0,08 mm (*As. prunum*) und noch weniger. —

Wie aus der oben gegebenen Darstellung zu entnehmen ist, erlangen die Papillen in der Familie der Ascidiiden ihre vollendetste Entwicklung. Sie fehlen aber durchaus nicht, wie man gewöhnlich anzunehmen pflegt, völlig bei den anderen Monascidien, denn wir fanden sie in mehr oder minder vollkommener Ausbildung bei einigen Molguliden (*Molgula impura, Ctenicella Lanceplaini*), bei Cynthien (*Microcosmus miniaceus*), Polycarpen (*Polycarpa viridis*). Im Hinblick darauf, dass die nächst verwandten Formen der zuletzt genannten Arten Papillen nicht besitzen und dass dieser Mangel hier sicher ein ursprünglicher ist, bleibt nur die Annahme, dass in den verschiedenen Familien der Monascidien die Papillenbildungen selbstständig und unabhängig von einander aufgetreten sind.

Dasselbe gilt auch für die wenigen Synascidien, bei denen Papillen nachgewiesen worden sind. Es ist das bei *Polyclinum glabrum* und *Tylobranchion speciosum* der Fall; abgesehen von der Gattung *Glossophorum*, bei der — wie früher (p. 404) schon erwähnt wurde — die Flimmerreifen in lappenartige papillenähnliche Fortsätze auswachsen, Bildungen, die eine charakteristische Eigenartigkeit dieses Genus bedeuten, aber vielleicht nicht mit den echten Papillen homologisirt werden dürfen. Bei *Polyclinum* sind die Papillen klein und kolbenförmig unverzweigt (Sluiter). Bei *Tylobranchion* sind sie länger und in der Regel gabelig gespalten, so dass sie an gewisse früheste Stadien in der Bildung mancher inneren Längsgefässe erinnern. Jedoch verbinden sie sich niemals unter einander, um Gefässe hervorgehen zu lassen, wie es bei *Perophora* und *Rhopalaca cerberiana* Lahille der Fall ist. Dass die Papillen von *Polyclinum glabrum* Organe sind, die erst bei dieser Art selbstständig und unabhängig zur Entwicklung gelangten, wird kaum jemand bezweifeln, weil sie sonst stets bei den Polycliniden fehlen und dieser Mangel offenbar nicht auf einer allgemein eingetretenen Rückbildung beruht. Für *Tylobranchion* ist allerdings eine andere Deutung versucht worden. Herdman hat das von ihm unter dem Challenger-Material entdeckte Genus nicht ohne jeden Vorbehalt zu den Polycliniden gestellt. Lahille aber deutet auf Grund der eben erwähnten Aehnlichkeit die Papillen als rudimentäre innere Längsgefässe (sinus longitudinaux anastomotiques), trennt daher die Gattung *Tylobranchion* von der Familie der Polycliniden und der Ordnung der *Aplusobranchiata* ab und bringt sie in die Ordnung der Phlebobranchiata, woselbst er sie mit *Ecteinascidia, Diazona, Rhopalaca* etc. in die Familie der Cioniden (!) stellt. Man entnimmt aus diesem Beispiel, welch übertrieben hohe Bedeutung für die Systematik dem Vorkommen von Papillen beigemessen werden kann. Dass ein solches Vorgehen ungerechtfertigt ist, beweisen *Polyclinum glabrum* und die oben angeführten Cynthiadeen und Molguliden, die uns lehrten, wie Papillen spontan bei verschiedenen Arten auftreten können.

So wie bei gewissen Arten neue Papillen selbstständig sich bilden, können sie bei anderen rudimentär werden und auch vollkommen schwinden. Das auffallendste Beispiel scheint mir *Ciona abdominalis* zu sein, bei der

nach Sluiter nicht nur alle Papillen, sondern sogar die inneren Quergefässe gänzlich fehlen, so dass der Kiemenkorb mehr einer *Ectcinascidia* als einer *Ciona* ähnlich ist. Sollte es sich bei dieser Eigenthümlichkeit um ein constantes, die ganze Kieme in gleicher Weise betreffendes Merkmal handeln, so könnte ich einen Zweifel darüber nicht unterdrücken, ob die fragliche Form überhaupt eine *Ciona* ist.

Aehnlich wie die *Ciona abdominalis* zu den anderen Species dieser Gattung verhält sich in Bezug auf die Papillen *Abyssascidia Wyvillii* zu *Ab. vasculosa*. Obwohl die letztere Papillen besitzt, die erstere aber nicht, und auch noch andere Unterschiede vorhanden sind, rechnet doch Herdman beide Formen einer Gattung zu. Neuerdings hat allerdings Hartmeyer (1900) vorgeschlagen, die Papillen tragende Species als eine neue Gattung „Herdmania“*) zu bezeichnen. Da beide Tiefseeascidien bisher nur durch je ein einziges Exemplar bekannt geworden sind, ist es kaum möglich zu entscheiden, in wie weit vielleicht individuelle Eigenthümlichkeiten vorhanden sein möchten, und die Frage der Gattungsbezeichnung kann daher noch nicht als erledigt betrachtet werden. Unzweifelhaft besitzt *Abyssascidia vasculosa* zu den Gattungen *Ascidiella* und *Ascidia* nähere Beziehungen als *Ab. Wyvillii*.

Während die eben genannten papillenlosen Formen vermuthlich durch Rückbildung von papillentragenden entstanden sind, scheint das bei den Corellinen *Corella* und *Corynascidia* kaum der Fall gewesen zu sein; vielmehr dürften hier die an der primären Kiemenwand sich erhebenden Fortsätze vollkommen zur Bildung der inneren Längsgefässe resp. zu deren Verbindungsstücken mit der Kiemenwand und den Transversalgefässen aufgebraucht worden sein, ohne selbst noch weiter sich zu einer freien Papille erheben und tiefer in das Kiemendarmlumen hineinwachsen zu können (vgl. hier Fig. 3 u. 9, Taf. XX).

Bei *Hypobythius* fehlen nicht nur die Papillen, sondern auch die inneren Längsgefässe. Es ist wohl kaum anzunehmen, dass der Kiemenkorb dieser eigenthümlichen Tiefseegattung in allen Stücken ursprüngliche Züge besitze, aber über die directen Vorfahren lassen sich zur Stunde nur unsichere Vorstellungen gewinnen. Dass auch bei gewissen *Ascidiella* gleichzeitig mit den inneren Längsgefässen die Papillen schwinden (vgl. Fig. 4, Taf. XX), ist oben (p. 414) schon hervorgehoben worden; es wurde dort auch erwähnt, dass dieser Verlust nur gelegentlich bei einzelnen Individuen eintritt.

Von grösserer theoretischer Bedeutung sind solche Ascidiiden, bei denen zwar die inneren Längsgefässe fehlen, aber die Papillen erhalten sind (*Corellascidia*, *Agnesia*, *Ascidiella lutaria*, vgl. oben p. 416). So wie

*) In einem Referat über die betreffende Arbeit Hartmeyer's im Zoolog. Centralblatt habe ich darauf hingewiesen, dass die Gattungsbezeichnung *Herdmania* bereits 1887 durch Lahille für eine Cynthiengruppe vergeben worden ist. Hartmeyer hat daher ganz neuerdings (1901) seine Gattung *Herdmania* in *Bathyascidia* umgetauft.

Lahille für *Tylobranchion*, hat man auch für diese Formen angenommen, dass die Papillen die letzten Reste ursprünglich vorhandener Längsgefässe darstellen, und zuerst hat Roule für *Ascidiella lutaria* eine Rückbildung der Gefässe behauptet, obwohl ich aus seiner Beschreibung nicht bestimmt zu entnehmen vermag, ob er diesen Vorgang im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung der Individuen dieser Species thatsächlich beobachtet hat. Jedenfalls wird man aber diese *Ascidiella* von solchen Formen direct abzuleiten haben, die eine normale Kieme mit Längsgefässen und Papillen besessen haben, und im Zusammenhang mit dem Schwund der Gefässe mögen die Papillen eine andere Gestalt erhalten haben (Fig. 8, Taf. XX).

Ob eine gleiche Annahme auch für *Agnesia* und *Corellascidia* zutreffend ist, wird sich ohne Widerspruch kaum feststellen lassen. Die letztere Gattung gründet sich auf ein einziges Exemplar, und ich halte es nicht für unmöglich, dass es sich dabei vielleicht nur um eine ähnliche individuelle Varietät einer *Ascidiella* oder *Ascidia* handeln könnte, wie sie von Roule in überzeugender Weise für gewisse Arten aufgeklärt worden sind. Und ein gleiches Bedenken gilt auch gegenüber Michaelsen's Gattung *Agnesia*, die ebenfalls auf ein Exemplar hin, das „leider nicht heil" war, aufgestellt worden ist. Es wäre hier mit der Möglichkeit zu rechnen, dass nur eine individuelle Variation einer *Corynascidia* oder *Corella* vorliegt, die dadurch bedingt ist, dass — vielleicht nur an bestimmten Stellen der Kieme (?) — die Längsgefässe atrophirten und daher die Zapfen, an denen diese hängen, wie echte Papillen erscheinen. Jedenfalls nimmt auch Michaelsen selbst an, dass seine *Agnesia* direct von einer mit inneren Längsgefässen ausgestatteten Form abstammen müsse, denn sonst könnte er sie nicht zu den Holosomen des Sluiter'schen Systems stellen. Immerhin ist es meines Erachtens auch unter dieser Voraussetzung nicht gerechtfertigt, das Merkmal der inneren Längsgefässe von der weitgehenden Bedeutung sein zu lassen, die Sluiter annimmt, und zum obersten Eintheilungsprincip aller Ascidien zu erheben.

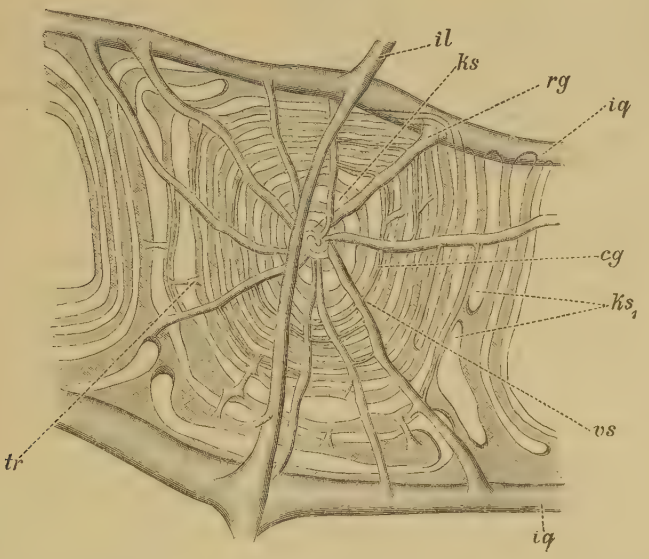
4. **Unregelmässige Faltungen.** Ausser den erwähnten in regelmässiger Weise verlaufenden Quer- und Längsfaltungen und Papillenbildungen entwickeln sich bei zahlreichen Ascidien, namentlich in der Familie der Molguliden, ganz unregelmässige Erhebungen.

Am übersichtlichsten und leichtesten zu deuten sind die Fälle, in welchen die inneren Längs- und Quergefässe in der gewöhnlichen Art und Weise ausgebildet sind, während überdies noch andere accessorische faltenförmige Erhebungen des Kiemenentoderms nach Art der parastigmatischen Gefässe zur Entwicklung gelangen. Diese umschliessen ebenfalls Blutbahnen und stellen daher eine besondere Form innerer Gefässe dar. Sie entspringen entweder von den inneren Quer- oder Längsgefässen oder ganz selbstständig aus dem Entoderm der primären Kiemenwand; durch Auftreten weiterer Nebenstämme können alle diese Gefässe mit einander in Verbindung treten, und so entsteht inwärts von dem primären

Gitterwerk ein complicirtes secundäres, das sich nicht nur aus den inneren Längs- und Quergefässen, sondern auch aus den accessorischen, diese verbindenden unregelmässigen Gefässen zusammensetzt.

Dieses accessorische innere Gitterwerk zeigt bei den verschiedenen Arten und Gattungen ein sehr wechselndes Aussehen. Und

Fig. 102.



Stück aus dem Kiemenkorb von *Gamaster dakarensis* Pizon. (Nach Pizon.)
cg = innere Circulargefässe; *il* = inneres Längsgefäss; *iq* = inneres Quergefäss; *ks* = spiralige Kiemenspalte; ks_1 = gebogene Kiemenspalten; *rg* = innere Radiärgefässe; *tr* = trabekelartige parastigmatische Gefässe; *vs* = interspiraculares Gefäss, spiralig gewunden.

selbst in einer Kieme wird man kaum mehrere grössere Zonen auffinden können, die sich vollkommen gleichen, so variabel erweisen sich die Nebenstämme und Nebenästchen in ihrem Verlauf, in ihrer Dicke und Länge.

Da, wo wahre Infundibula (siehe weiter unten p. 429) gebildet sind und diese von einer oder zwei parallel laufenden grossen Spiralspalten durchbrochen werden (*Gamaster*, *Eugyra*, *Eugyriopsis*), treten mehrere vom Centrum der Spirale ausgehende, radiär verlaufende Nebengefässe auf, die sich hauptsächlich zu den Quergefässen begeben, um sich ihnen zu verbinden. Durch circulare feinere Nebenstämme und andere regellos gerichtete Aestchen stehen sie alle mit einander im Zusammenhang (Textfigur 89 und 102).

Bei anderen Formen (z. B. *Ctenicella tumulus*) entspringen dagegen die inneren Nebengefässe hauptsächlich aus den inneren Längsgefässen; sie verlaufen daher vornehmlich in transversalen Richtungen, indem sie gleichzeitig mehrfache dichotomische Gabelungen erfahren, bis sie sich

schliesslich den benachbarten inneren Gefässen oder auch den interspiracularen der primären Kiemenwand verbinden. Bei manchen Molguliden (*Astropera sabulosa*) vereinigen sich die dichotomischen Aestchen alle mit einander, sodass hier das oben bereits erwähnte innere Gitterwerk in höchster Vollkommenheit uns entgegentritt. In einer ähnlichen Weise ist auch das complicirte Balkenwerk der Kieme bei *Ascopera gigantea* (Fig. 13, Taf. XX), *Molgula gigantea* (Fig. 14, Taf. XX), *Molgula gregaria* und vieler anderen zu beurtheilen. Die von den Längs- und Quergefässen ausgehenden inneren Nebenstämme können sehr verschiedene Formen besitzen; sie sind durchaus nicht immer röhrenförmig, sondern oft ganz unregelmässig, zuweilen wie membranartige Falten gestaltet, die auf der primären Kiemenwand senkrecht sich erheben, oder sie erscheinen, wie z. B. nach Drasche bei *Chelyosoma productum*, parallel zur Kiemenwand erheblich abgeflacht, fast blattförmig zusammengedrückt.

Die Ausbildung und Vervollkommnung dieses inneren Gitterwerks erfolgt bei den einzelnen Gattungen und selbst Arten ziemlich selbstständig und unabhängig von den nächst verwandten Formen. Durch Vererbung von der gemeinsamen Vorfahrenform aller Molguliden können diese Gebilde nicht erlangt worden sein, denn es lässt sich unschwer feststellen, wie sie in manchen Gattungen bei einer Art in sehr primitiver Form auftreten, um bei anderen Species einen hohen Grad der Ausbildung zu erfahren. Das ist sowohl bei *Molgula*, *Ctenicella* als auch bei *Ascopera* der Fall; z. B. zeigt *Ascopera pedunculata* nur regelmässig sich kreuzende innere Längs- und Quergefässe, *Ascopera nana* Herdman nur sehr wenige vereinzelte unregelmässige innere Gefässbildungen, während sie bei *Asc. gigantea* ein dichtes Maschenwerk darstellen.

Bei einigen wenigen Monascidien gehen gleichzeitig mit dem Auftreten der unregelmässigen inneren Gefässe die typischen quer und längs verlaufenden verloren. In der Gattung *Hypobythius*, bei *H. Moseleyi* und *H. calycodes*, sind die inneren Quer- und Längsgefässe vollkommen geschwunden, und nur wenig deutlich hervortretende innere Faltungen sind zu bemerken (Textfigur 91 auf p. 392), Erhebungen, die ganz unregelmässig verlaufen und flache breite Rücken darstellen. Im Hinblick darauf, dass sonst bei den dem *Hypobythius* im System zunächst stehenden Formen Quer- und Längsgefässe in der normalen Gestalt vorkommen, möchte ich die unregelmässigen Faltungen aus diesen letzteren Gebilden ableiten. Dass diese Annahme keine willkührliche ist, möchte daraus hervorgehen, dass bei mehreren der vorhin erwähnten Molguliden sich ein derartiger Uebergang direct nachweisen lässt. Es bleiben nemlich die inneren Quergefässe und schwächeren Längsgefässe zweiter Ordnung nicht sämmtlich an allen Stellen der Kieme in der ursprünglichen Regelmässigkeit erhalten, sondern ein Theil von ihnen participirt an der Bildung der Nebenäste des inneren accessorischen Gitterwerks der Kieme. Besonders klar ergiebt sich das aus der Vergleichung der oben erwähnten Arten der Gattung *Ascopera* und mancher *Molgula* (*M. horrida*,

M. gregaria, *M. gigantea*). Ebenso zeigt *Paramolgula Schulzii* einen grossen Theil der inneren Längs- und Quergefässe 2. und 3. Ordnung in ein ziemlich unregelmässiges accessorisches Gerüstwerk umgewandelt.

d. Die Faltungen des Aussenepithels der Kieme.

So wie das innere entodermale Epithel der Kiemenwand erhebt sich auch das äussere ektodermale, um Faltungen aller Art zu bilden. Allerdings tritt das nur bei wenigen Ascidien in umfangreicherem Maasse ein, und niemals erlangen diese ektodermalen Erhebungen die hohe Bedeutung für das Respirationsorgan, wie die entodermalen; auch lassen sie fast immer die grosse Regelmässigkeit in ihrem Verlauf vermissen, die wir bei jenen zumeist feststellen konnten.

Von weiter, vielleicht von allgemeiner Verbreitung sind zapfenförmige Erhebungen, die die Peribranchialhöhle durchsetzen und sich mit der äusseren Peribranchialwand verbinden. Ich habe sie als Trabekel bezeichnet, da sich aber an ihrer Bildung auch das letztgenannte Epithel betheiligt, soll ihre Besprechung erst weiter unten im IX. Abschnitt erfolgen.

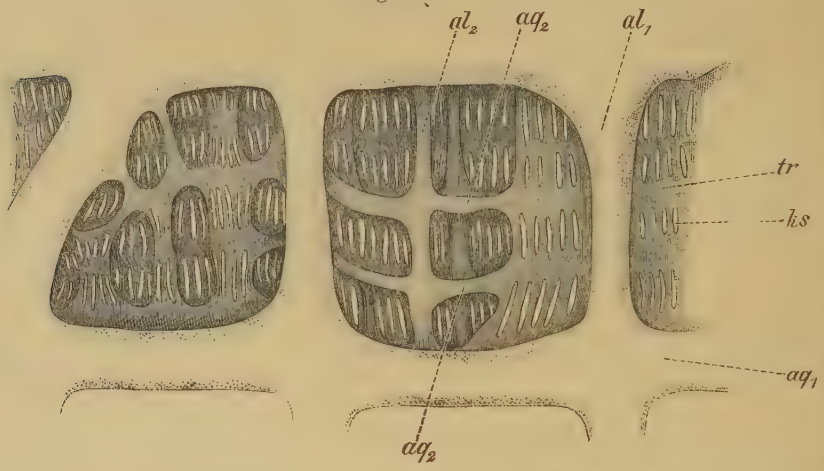
Nur auf eine gewisse Art von Trabekeln muss an dieser Stelle bereits hingewiesen werden, weil sie vom äusseren Peribranchialepithel unabhängig entstehen und ganz aus der äusseren ektodermalen Kiemenwand sich entwickeln. Da, wo hohe Längsfalten der gesammten Kiemenwandungen auftreten (siehe unten p. 436), werden die beiden Theile jeder Falte dadurch klaffend erhalten, dass kleine Stütztrabekel das Lumen der Falte quer durchsetzen und an jedem Ende dem äusseren Epithel der Kieme sich verbinden (Fig. 2, Taf. XXII). Diese Gebilde stellen längere oder kürzere, aus einem einschichtigen ziemlich flachen Epithel gebildete Röhren dar, die oft einen etwas unregelmässigen Verlauf haben und zwei gegenüberliegende Gefässe der primären Kiemenwand derselben Falte mit einander auf dem kürzesten Wege in Zusammenhang setzen.

Kleine, niemals nach Art der Trabekel durch den ganzen Peribranchialraum reichende zapfenförmige, tentakelartige Erhebungen der äusseren Kiemenwand finden sich in grosser Menge unregelmässig in Quer- und Längszonen angeordnet bei *Polycarpa fungiformis* nach Herdman (1899). Ihre Bedeutung ist unbekannt; als ein Mittel zur Vergrösserung der athmenden Kiemenfläche können sie wesentlich kaum in Betracht kommen.

Bei verhältnissmässig nur wenigen Formen treten langgezogene faltenförmige Erhebungen auf, die an die inneren Gefässbildungen des entodermalen Kiemenepithels erinnern. Vielleicht am deutlichsten ausgeprägt unter allen Ascidien ist ein solches Verhalten meines Wissens bei *Pachychlaena gigantea* Herdman. Hier verlaufen die Falten, wenn auch nicht sämmtlich, so doch grösstentheils, in einer den inneren Ge-

fässen entsprechenden Weise und umschliessen so wie diese Blutbahnen. Sie können daher als äussere Quer- und Längsgefässe bezeichnet werden, und es lassen sich stellenweise, so wie im inneren Gitterwerk, so auch in diesem äusseren, Gefässe erster und zweiter Ordnung unterscheiden (Textfigur 103). Es sind daher diese Faltenbildungen von

Fig. 103.



Stück aus dem Kiemenkorb einer *Pachychlaena gigantea* Herd. von aussen gesehen. (Nach Herdman.) $^{50}/_{1}$.

al_1 u. al_2 = äussere Längsgefässe erster und zweiter Ordnung; aq_1 u. aq_2 = äussere Quergefässe erster und zweiter Ordnung; *ks* = Kiemenspalten; *tr* = interspiraculare Quergefässe der primären Kiemenwand.

grosser Bedeutung für die Respiration, denn die Kiemenfläche erfährt durch sie eine wesentliche Vergrösserung.

Wenn auch nicht in so vollkommener Weise wie bei *Pachychlaena*, so finden sich doch immerhin noch bei mehreren anderen Monascidien Faltungen ähnlicher Art. Sie mögen vielleicht viel zahlreicher sein, als es die Angaben der Autoren vermuthen lassen, denn erwähnt sind sie fast nirgends, und nur besonders gute Abbildungen lassen auf ihr Vorhandensein schliessen. So erweisen z. B. Drasche's Zeichnungen (1884), dass sowohl bei *Chelyosoma productum* als auch bei *Corella Novarae* ein sehr flaches, ganz unregelmässig gestaltetes äusseres Gitterwerk vorhanden ist, in dem die einzelnen Gefässe fast blattartig erscheinen. Bei *Chelyosoma* ähnelt es in hohem Maasse dem inneren Gitterwerk. Bei allen diesen Formen stellt also die primäre, von den echten Spiraculis durchbrochene Kiemenwand eine mittlere Lamelle dar, die von einem secundären äusseren und inneren Gitterwerk umschlossen wird.

e. Die Faltungen der gesammten Kiemenwand.

Die Kiemenwand ist sehr häufig nicht glatt ausgespannt, sondern mit mehr oder minder regelmässigen Ein- und Ausbuchtungen versehen.

Zwar legt sich bei jeder stärkeren Contraction der Leibesmuskeln der Kiemendarm in Falten, aber es handelt sich hier nicht um solche im ausgestreckten Zustande wieder verschwindende Erscheinungen, sondern um persistirende Gebilde. Wenn man erwägt, dass fast alle Beschreibungen der neuen Ascidienformen sich auf conservirtes Material beziehen und dass es im Allgemeinen recht schwer ist, diese Thiere in völlig ausgestrecktem Zustand zu fixiren, so wird man nicht jede Unebenheit der Kiemenwand hierher rechnen wollen.

In manchen Fällen tritt schon auf sehr frühen Entwicklungsstadien, bei *Clavelina* im freischwimmenden Larvenstadium, sonst zumeist bald nach der Festsetzung, eine charakteristische Faltung auf, die allerdings später wieder ganz verschwindet. Zwischen den beiden ersten Kiemenspaltenreihen (*Clavelina*) oder zwischen den beiden ersten primären Querspalten (*Ciona intestinalis*), die jederseits zuerst auftreten, erfährt der ganze Kiemendarm rechts und links eine tiefe, in das Lumen vorspringende Einschnürung. Die Spalten liegen daher nicht mehr in einer Ebene, sondern die Einknickung kann so bedeutend werden, dass der vordere und hintere Theil der Kiemenwand einen rechten Winkel bilden und dass bei seitlicher Ansicht der Larven nicht mehr alle Kiemenspalten in voller Ausdehnung wahrgenommen werden können (Seeliger, 1884).

Während hier bei den Larven jederseits nur eine bogenförmige Einfaltung zwischen den beiden Kiemenspaltenreihen vorhanden ist, soll nach Maurice (1888) bei *Fragaroides aurantiacum* jede der 13–16 Spaltenreihen selbst sich reifenförmig einsenken, sodass also die gesammte Kiemenwandung in regelmässigen Bogen nach innen sich vorwölbt und die interspiracularen Längsgefässe nicht gerade, sondern ebenfalls in nach innen zu convex gekrümmten Zackenlinien verlaufen. Ob diese Faltungen aber nicht lediglich durch die Conservirung und Muskelcontraction hervorgerufen sind, scheint mir trotz der sorgfältigen Untersuchung Maurice's zweifelhaft. Ich habe wenigstens bei *Ciona intestinalis*, *Clavelina lepadiformis* und anderen Ascidien ganz ähnliche Faltungen beobachtet, wenn die Thiere nicht vollständig ausgestreckt waren.

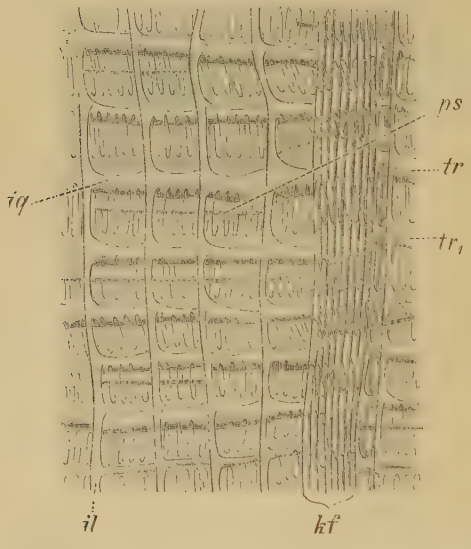
Sieht man von den eben erwähnten transversal verlaufenden Erhebungen der Gesammtkiemenwand ab, so lassen sich zwei Arten von Faltungen unterscheiden: erstlich dellenförmige Vertiefungen resp. buckelförmige Erhebungen und zweitens durch die ganze Kieme reichende Längsfalten. Die ersteren treten uns wieder in zwei allerdings nicht immer scharf von einander zu sondernden Formen entgegen, einmal als Trichter oder Infundibula und sodann als sogenannte Undulationen der Kiemenwand.

1. **Trichter oder Infundibula und Maschenräume.** Als Infundibula bezeichnet man kleinere oder grössere zumeist nach dem Peribranchialraum, zuweilen auch nach dem Kiemendarmlumen zu gerichtete Ausbuchtungen, die bei den verschiedenen Formen verschieden, aber gewöhnlich bei jeder Art charakteristisch gestaltet sind und immer eine Gruppe von Kiemen-

spalten, zuweilen aber auch nur eine einzige spiralig gewundene enthalten. Besonders tief sind die Ausbuchtungen nur selten, zumeist sind sie nur sehr flach, und so besteht ein ganz allmählicher Uebergang zu solchen Spaltengruppen, die jenen in den echten Infundibulis vollkommen ähnlich sind, aber durchaus in der Hauptebene der primären Kiemenwand gelegen sind. Gewöhnlich wird auch auf diese letzteren ohne Weiteres die Bezeichnung Infundibulum angewendet. Je nach den Beziehungen, in welchen die Vertiefungen zu den inneren Quer- und Längsgefässen stehen, lassen sich verschiedene Arten der Infundibula unterscheiden.

a. Durch die oben eingehend geschilderten inneren Quer- und Längsgefässe wird die Kiemenfläche in bestimmte Felder zerlegt, die man als Maschen bezeichnet. Wohl nur bei einer geringen Minderheit entsprechen die Infundibula bezüglich ihrer Lage vollkommen diesen Maschen, während zumeist beide nicht zusammenfallen. Im ersteren Fall ist es überhaupt schwierig, oft kaum möglich, Maschen und Infundibula aus einander zu halten, denn weder das Merkmal der Ausbuchtung der primären Kiemenwand, noch das der Gruppenstellung der Spiracula gestatten eine strenge Scheidung. Bei *Polycarpa tinctor* sind die inneren Quergefässe fast an allen Stellen der Kieme sehr ansehnlich hohe membranartige Bildungen (vgl. oben p. 404), so dass jeder Maschenraum wie eine tiefe Grube erscheint, deren Boden von der primären Kiemenwand gebildet wird. Ob dieser Boden in allen Fällen eben ausgespannt ist, ist nicht festgestellt worden, sicher ist er es in den meisten Maschen, und vielleicht nur in der Nähe der Kiemenfalten dürfte er stärker nach aussen vorgewölbt sein. Ueberdies ist der Maschenboden nicht von eigenartigen Spaltengruppen, sondern von in einer Reihe angeordneten schlitzförmigen Spiraculis durchbohrt, alles Merkmale, die uns wohl abhalten müssen, hier von echten Infundibulis zu sprechen.

Fig. 104.



Kiemenkorb der *Polycarpa tinctor* Qu. u. Gaim. von innen gesehen. (Nach Herdman.) $^{37}/_{1}$.
il = innere Längsgefässe; *iq* = innere Quergefässe, membranartig gestaltet; *kf* = Faltung der Kieme; *ps* = parastigmatische Quergefässe; *tr* und tr_1 = Transversalgefässe erster und zweiter Ordnung.

Anders ist es bei *Corella* unter den Corellinen. Bei *Corella parallelogramma* wird zwar durch die inneren Quer- und Längsgefässe die Kieme

besonders in jüngeren Thieren an vielen Stellen in annähernd quadratische Maschen getheilt, in jedem Felde sind aber die bogenförmigen, winklig geknickten oder spiraligen Spalten um einen Mittelpunct zu einer Gruppe concentrisch angeordnet (siehe Textfigur 88, p. 385).

Schärfer ausgeprägt finden wir bei manchen Molguliden solche Infundibula, die ganz in den Maschen liegen, beziehungsweise mit diesen zusammenfallen, und es lässt sich innerhalb dieser Gruppe eine continuirliche Reihe feststellen, die mit fast ganz regellos in jeder Masche gestellten Spiraculis anhebt und zu typischen Infundibulis hinüberführt, in denen nur eine Spaltengruppe liegt. Auf der Innenseite kann das primäre Gitterwerk von einem reich verzweigten inneren secundären in der oben (p. 425) beschriebenen Weise überlagert sein. Solche Infundibularbildungen finden sich, wenn auch nicht immer an allen, so doch wenigstens an einzelnen Stellen der Kieme bei *Molgula gigantea*, *M. gregaria*, *M. horrida*, *Bostrichobranchus* und anderen. Das Wesentliche, allen diesen Fällen Gemeinsame besteht darin, dass in einer Masche zahlreiche Spaltengruppen regellos neben einander liegen. Oft kann man auch beobachten, dass einzelne Spiralgruppen grösser und vollkommener sind und theilweise immer zur Bildung eines tiefen Infundibulums sich einsenken, während andere Gruppen nur aus wenigen Spiraculis bestehen, die in ganz unfertigen Spiraltouren angeordnet sind. Diese letzteren kann man als secundäre oder besser als Nebeninfundibula bezeichnen, die ersteren als primäre oder Hauptinfundibula. Haupt- und Nebeninfundibula können in einer Masche neben einander vorkommen.

Bei wenigen Formen endlich findet sich in einer Masche nur ein einziges grosses Infundibulum mit einer Spaltengruppe. Das ist z. B. bei *Eugyra kerguelenensis* der Fall, bei der, wie bei der ganzen Gattung, jedes Infundibulum hauptsächlich aus zwei riesigen parallel verlaufenden Spiralspalten besteht. Da Masche und Infundibulum hier zusammenfallen, liegen die tief eingesenkten Spiralspitzen in der Mitte der Masche (siehe Textfigur 89, p. 388). Doch ist das nicht an allen Stellen der Kieme der Fall, sondern zuweilen liegen, wie es normaler Weise bei *Eugyra arenosa* vorkommt, die Spiralspitzen dorsal oder ventral zu verschoben, derart, dass sie ziemlich genau von den Längsgefässen bedeckt werden.

b. Während in den oben angeführten Beispielen entweder ein Infundibulum oder mehrere Spaltengruppen immer in einer Masche lagen und daher durch die inneren Längsgefässe von einander geschieden wurden, fallen in der Mehrzahl der Fälle die Grenzen der Maschen und Trichter nicht zusammen. Immer oder wenigstens zumeist bilden zwar auch hier die Quergefässe der Maschen vorn und hinten die Grenzen der Infundibula, aber so wie neben den einfachen Kiemenspaltenreihen die parastigmatischen Quergefässe verlaufen, können sich neben und nach innen von den Infundibulis oder auch Infundibularreihen innere Quergefässe ausbilden, die sie kreuzen (siehe Fig. 3, Taf. XX). Die inneren Längsgefässe dagegen verlaufen alle so, dass sie nicht zwischen die ein-

zelnen Infundibula fallen, sondern diese in der Regel in der Mitte durchsetzen, dort also, wo die Spitzen der Spiralen gelegen sind. Sehr häufig lässt sich dann feststellen, dass an diesen Stellen die Infundibula nicht nach aussen zu gerichtete Ausbuchtungen der Kiemenwand darstellen, sondern dass sich ihre Centra nach innen, gegen die inneren Längsgefässe oder Gefässgruppen zu erheben. Im typischen Fall liegt also in jeder Masche nicht nur ein Infundibulum, sondern es finden sich zwei Hälften von zwei benachbarten Trichtern.

Es könnte scheinen, als ob dieses Verhalten der Infundibula von dem zuerst geschilderten wesentlich verschieden wäre. Es ist das aber nicht der Fall, wie das Nebeneinandervorkommen beider Typen bei ganz nahe Verwandten und sogar in einer Kieme desselben Thieres beweist. Während bei *Corella parallelogramma* Infundibula und Maschenräume sich decken, ist das bei *Corella japonica* zumeist nicht so. Zwar finden sich hin und wieder auch hier solche Infundibula, die regelmässig allseitig von den inneren Gefässen umgrenzt werden, aber zumeist ziehen doch die Längsgefässe mitten über die Spaltengruppen hinweg (Fig. 3, Taf. XX). Es beweisen diese Verschiedenheiten, dass die Kiemenspalten und inneren Längsgefässe hier ziemlich unabhängig von einander sind, was wieder darauf zurückzuführen ist, dass die letzteren nicht in ihrer ganzen Länge an der primären Kiemenwand befestigt sind, sondern grösstentheils frei laufen und nur auf Zapfen und Zungen ruhen. Daher können die Kiemenspalten und Spaltengruppen auch über den Längsgefässen entstehen beziehungsweise dorthin sich ausdehnen.

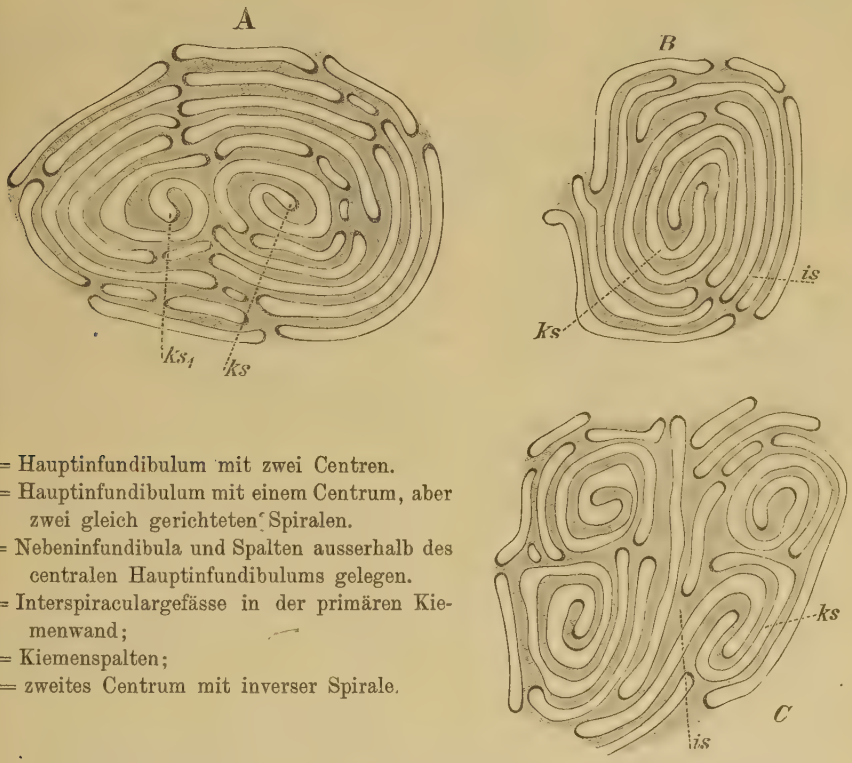
So kommt es, dass die inneren Längsgefässe an beliebigen Stellen über die Infundibula hinwegziehen können; häufig streichen sie allerdings gerade durch die Mitte, über die Spiralspitzen hin (*Molgula arenosa, M. echinosiphonica*, bei einer der drei oben [p. 396] erwähnten Varietäten von *Ctenicella Lanceplaini, Ct. tumulus, Gamaster dakarensis* (Textfigur 102), *Molgula Filholi* und viele andere). Da, wo die inneren Längsgefässe dichter neben einander stehen und Gruppen (côtes) bilden, wie es besonders an den Kiemenstellen der Fall ist, an denen die Leit- oder Längsfalten sich erheben, laufen 2 oder 3 (*Molgula simplex, M. Bleizi*), auch 4—5 (*Molgula solenota*) und noch mehr Gefässe über ein Infundibulum hinweg. Sie kreuzen dann oft nicht nur die Mitte, sondern, regelmässig oder ganz unregelmässig vertheilt, alle möglichen Stellen des Trichters oder der Spiralgruppe.

Nur selten erlangen die Infundibula eine so bedeutende Grösse, dass jedes vorn und hinten bis zu einem Quergefäss erster Ordnung reicht. Für kleinere Nebeninfundibula und vereinzelte Spalten bleibt daher in diesen Fällen nur wenig Raum übrig, und es finden sich demnach fast nur in mehr oder minder regelmässigen Querreihen angeordnete Hauptinfundibula (*Gamaster dakarensis* in Textfigur 102; *Eugyra arenosa*, bei der nur 6 Querreihen jederseits vorkommen, deren jede nur etwa 8 grosse Trichter führt). Auch bei *Corella japonica* beobachtet man fast nur in ziemlich

regelmässigen Querreihen angeordnete Hauptinfundibula. Der Mangel von Nebengruppen ist aber hier weniger auf eine besondere Grösse der Haupttrichter zurückzuführen als darauf, dass zwischen den perforirten Theilen des Kiemenkorbes grössere undurchbrochene Zonen bestehen bleiben (siehe Figur 3, Taf. XX).

In noch viel ausgeprägterer Weise als bei den immer genau in den Maschen angeordneten Infundibulis sehen wir aber hier nicht immer Trichter und Spaltengruppen ein und derselben Grösse und Art neben

Fig. 105.



A = Hauptinfundibulum mit zwei Centren.
B = Hauptinfundibulum mit einem Centrum, aber zwei gleich gerichteten Spiralen.
C = Nebeninfundibula und Spalten ausserhalb des centralen Hauptinfundibulums gelegen.
is = Interspiraculargefässe in der primären Kiemenwand;
ks = Kiemenspalten;
ks_1 = zweites Centrum mit inverser Spirale.

Aus dem Kiemenkorb einer *Molgula Filholi* Pizon. Das secundäre innere Gitterwerk ist nicht eingezeichnet. (Nach Pizon.)

einander, sondern um grosse centrale primäre Infundibula stehen oft in grosser Anzahl kleinere secundäre oder auch gekrümmte Einzelspalten ohne jede Ordnung. Gewöhnlich liegen die Hauptinfundibula ziemlich genau unter den Längsgefässen, also am Maschenrand; die secundären peripher davon, also vorwiegend in der Mitte der Maschen. Die Infundibulargruppen können selbst an den verschiedenen Stellen in der Kieme eines Thieres sich recht erheblich von einander unterscheiden. Besonders bemerkenswerth scheinen mir die Unterschiede, die Pizon bei *Molgula Filholi* beobachtet hat, denn wir finden hier neben regelmässigen Spiralgruppen, die einen Mittelpunkt haben und vornehmlich aus einer

oder auch zwei gleichlaufenden (Textfigur 105, *B*) Hauptspiralen bestehen, die eigenthümlichen, bereits oben (p. 388) erwähnten elliptischen Gruppen mit zwei Centren (*ks* u. *ks*, in Textfigur 105, *A*), von denen verkehrt gewundene Spiralen ausgehen. Die unregelmässigen, neben diesen Hauptgruppen gelegenen secundären Infundibula zeigt Textfigur 105, *C*.

c. Bei den bisher betrachteten, durch Infundibula ausgezeichneten Kiemenformen liessen sich stets Spaltengruppen feststellen, die durch Querzonen getrennt waren und entweder mit den Maschenräumen des inneren Gitterwerkes zusammenfielen oder zwischen diesen lagen. Oft waren allerdings die trennenden Quergefässe und Zonen recht fein, aber immerhin doch noch deutlich genug ausgebildet, um die Abgrenzung der vorderen und hinteren Gruppen zu ermöglichen (siehe den Kiemenkorb der *Corynascidia* in Fig. 9, Taf. XX); die in einer Querzone gelegenen Infundibulargruppen liessen sich dagegen infolge der dazwischen gelagerten Einzelspalten und kleinen secundären Infundibula häufig nur unsicher oder auch gar nicht von einander trennen.

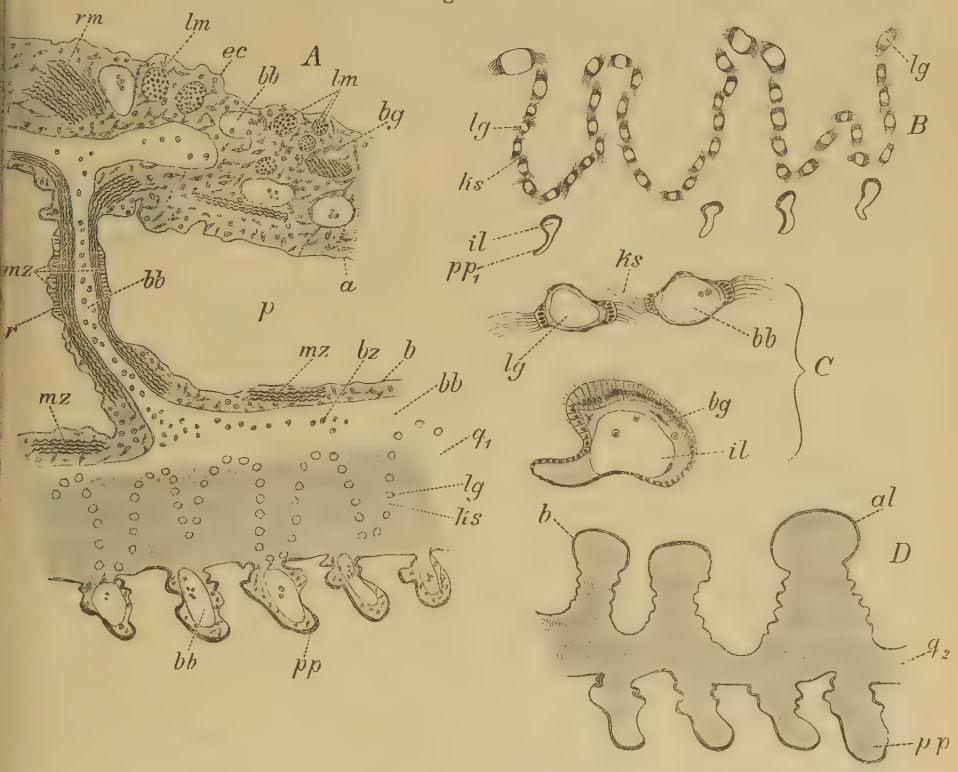
Es giebt aber auch eine Reihe Molguliden, bei denen solche die Spaltengruppen trennende Quergefässe auf weiten Strecken der Kieme und auch gänzlich fehlen, so dass dann in der primären Kiemenwand Haupt- und Nebeninfundibula sowie auch Einzelspalten anscheinend ganz regellos durcheinander liegen und von der Anordnung des inneren Gitterwerkes der Längs- und Quergefässe völlig unabhängig erscheinen (*Molgula pyriformis* in Fig. 15, Taf. XX).

2. **Dellenförmige Faltungen oder Undulationen.** Bei mehreren Gattungen der Ascidiiden (*Ascidia*, *Phallusia*, *Ascidiella*, *Pachychlaena*), wenn allerdings auch nicht bei allen Arten dieser Genera, treten kleine wellenförmige Ein- und Ausbuchtungen der gesammten Kiemenwand auf, die Herdman als „minute plication" bezeichnet und sehr richtig zu den Längsfalten der Molguliden und Cynthideen in Gegensatz gebracht hat.

Bei *Phallusia mammillata*, *Ascidia nigra*, *Asc. meridionalis* und anderen entstehen schmale Längsfalten, die gewöhnlich über 4, seltener über 8 Spaltenreihen reichen und zwischen zwei Quergefässen erster Ordnung sich ausdehnen. Bei *Ascidiella* und *Pachychlaena oblonga*, bei denen Quergefässe erster und zweiter Ordnung zumeist regelmässig wechseln, erstrecken sich die Dellen zumeist über zwei, seltener nur eine Spaltenreihe, und ähnlich verhalten sich auch *Ascidia Challengeri* und andere. Da, wo nur Quergefässe einer Ordnung auftreten, reichen die Faltungen auch nur durch die Höhe einer Spaltenreihe (*Ascidia lata*, *A. fusiformis*, *A. truncata*). Dadurch aber, dass diese einzelnen dellenförmigen Vertiefungen der Ascidiiden in Längsreihen angeordnet sein können, die besonders bei der Gattung *Ascidiella* ausgeprägt erscheinen (siehe Fig. 8, Taf. XX), erhalten diese Bildungen eine gewisse Aehnlichkeit mit den Längsfalten der Molguliden. Doch dürfte sich diese Reihenstellung niemals durch die ganze Länge der Kieme hindurch erstrecken, sondern immer auf einzelne längere oder kürzere Strecken beschränkt sein.

Um hier eine deutliche Vorstellung von diesen Undulationen des Kiemendarms zu geben, habe ich 3 Querschnitte durch verschiedene Regionen der Kieme einer *Phallusia mammillata* als Textfigur 106 her-

Fig. 106.



Halbschematische Querschnitte durch *Phallusia mammillata*.

A. Querschnitt durch die Leibeswand und den Kiemendarm in der Höhe eines Quergefässes erster Ordnung. In dieses letztere sind die erst auf einigen weiteren Schnitten auftretenden interstigmatischen Längsgefässe (*lg*) und Kiemenspalten (*ks*) eingetragen $^{50}/_{1}$. *B*. Schnitt durch die Kieme zwischen zwei Quergefässen. $^{50}/_{1}$. *C*. Stück aus demselben Schnitt stärker vergrössert. $^{267}/_{1}$. *D*. Schnitt durch die Kieme in der Höhe eines Quergefässes zweiter Ordnung. Die Blutbahnen sind nicht eingezeichnet worden. $^{50}/_{1}$. *a* = äussere Peribranchialwand; *al* = äussere Längsfaltung des äusseren Kiemenepithels; *b* = inneres Peribranchialepithel oder äusseres Kiemenepithel; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *bz* = Blutzellen; *ec* = ektodermales Hautepithel; *il* = innere Längsgefässe; *ks* = Kiemenspalten; *lg* = Längsgefässe der primären Kiemenwand; *lm* = Längsmuskeln; *mz* = Muskelstränge im Trabekel und in der Kiemenwand; *p* = Peribranchialraum; *pp* u. pp_1 = Papillen und Intermediärpapillen; q_1 u. q_2 = Quergefässe erster und zweiter Ordnung; *rm* = Ringmuskelzüge der Leibeswand; *tr* = Trabekel.

gesetzt. *A* stellt einen Längsschnitt durch ein Transversalgefäss erster Ordnung dar. Es erscheint geradegestreckt, ohne Faltungen und Biegungen und trägt innen die Papillen erster Ordnung. Man sieht einen mächtigen, den Peribranchialraum durchsetzenden Trabekel, der die Kieme an der Leibeswand befestigt. Die Stellen, an welchen tiefer unten die

interspiracularen Längsgefässe entspringen, sind kenntlich gemacht. *B* geht mitten durch eine Spaltenreihe und zeigt deutlich die Undulationen der primären Kiemenwand innerhalb eines Maschenraumes. Die inneren Längsgefässe ziehen frei über die Spalten hinweg und zeigen zum Theil den Beginn der Erhebung einer Intermediärpapille (Fig. 106 *C*). *D* ist durch ein Quergefäss zweiter oder dritter Ordnung geführt und beweist, dass dieses von den Undulationen mit betroffen wird, dass daher nur die grossen Transversalgefässe eine Unterbrechung der Undulationsfurchen vorn und hinten bedingen.

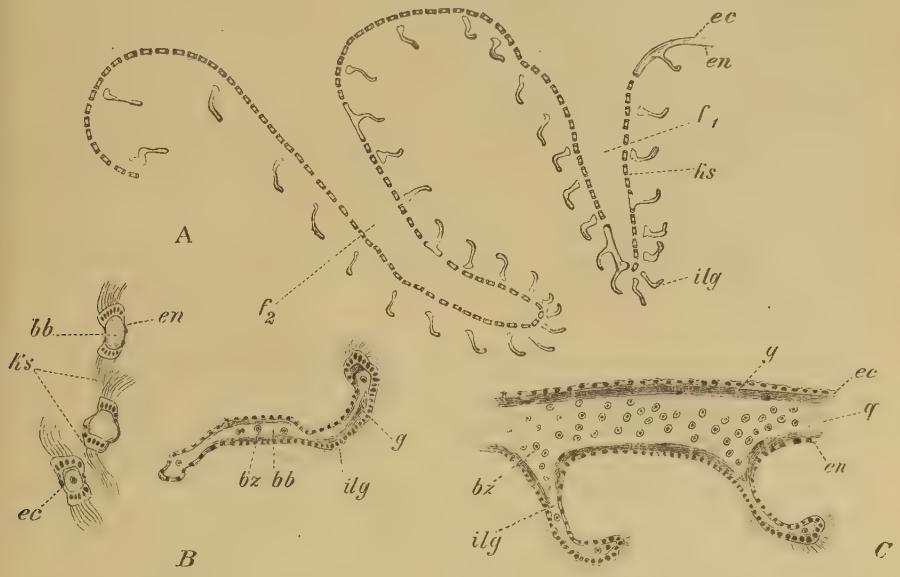
3. **Längsfalten der Kieme, sog. Leitfalten.** Bei Cynthideen, Styeliden, Molguliden und Polystyeliden treten fast allgemein typisch verlaufende, durch die ganze Kiemenlänge reichende Längsfaltungen auf, zu deren Bildung alle Theile des Respirationsorgans beitragen, sowohl das primäre, wie das secundäre innere Gitterwerk (siehe Fig. 12, Taf. XIX). Diese Falten sind schon von den Autoren gesehen worden, die zu Ende des 18. Jahrhunderts sich mit der Anatomie der Ascidien beschäftigt haben, und später hat namentlich Savigny auf das Vorkommen dieser Gebilde, die er „plis de la cavité branchiale" nannte, bei bestimmten Formen Nachdruck gelegt. Die französischen Forscher nennen die Längsfalten auch „méridiens" oder „plis méridiens" und neuerdings passender „replis longitudinaux"; die englischen „branchial folds".

Im einfachsten Fall, der weitaus am verbreitetsten ist und den ich bei den von mir untersuchten Arten allein nur feststellen konnte, stellt sich die Längsfalte als eine mehr oder minder weit in das Kiemendarmlumen vorspringende kamm- oder blattartige Erhebung der Kiemenwand dar. Da die beiden Wände der Falte ziemlich nahe neben einander liegen, zuweilen einander fast berühren, erscheinen die Gebilde wie senkrecht über der Kiemenwand sich erhebende Längslamellen, in deren Innerem je eine schmale, spaltförmige Fortsetzung des Peribranchialraums sich findet. Diese steht natürlich, so wie der Haupttheil der Peribranchialhöhlen, durch die Kiemenspalten mit dem Kiemendarmlumen in Verbindung (siehe Textfigur 107 *A*). Dass die beiden Blätter der Kiemenfalte durch quer verlaufende trabekelartige Röhren mit einander verbunden sein können, ist oben (p. 427) bereits erwähnt worden.

Complicirter sollen sich nach Pizon die Falten bei einigen Molguliden (*Astropera sabulosa*, *Molgula Filholi* und anderen) verhalten, indem hier jeder „Meridian" aus mehreren Lamellen (lamelles méridiennes) sich zusammensetzt. Gewöhnlich scheinen 3 dicht an einander gelagerte Einzelfalten vorhanden zu sein. Eine Nachprüfung dieser Angaben halte ich für sehr wünschenswerth. Pizon bezeichnet zwar auch die normalen inneren Längsgefässe als Lamellen, da er aber ausdrücklich erwähnt, dass die jeden „Meridian" bildenden Lamellen zum Theil wenigstens von Kiemenspalten durchbrochen seien, können sie natürlich nicht innere Längsgefässe, sondern nur Faltungen der gesammten Kiemenwand sein.

Im Bereich der Faltung hat die Kieme häufig eine andere Beschaffenheit als in den Zwischenzonen. Bei Molguliden sind zuweilen die Kiemenspalten nur in diesen letzteren gebogen oder spiralig, in den Falten selbst dagegen noch mehr oder minder schlitzförmig gestaltet. Wohl überall liegen im Bereiche der Falten die inneren Längsgefässe dichter neben

Fig. 107.



A. Querschnitt durch die beiden dorsalen Kiemenfalten der rechten Seite einer *Cynthia papillata*. $^{35}/_{1}$. *B.* Stück aus demselben Schnitt bei stärkerer Vergrösserung. $^{280}/_{1}$. *C.* Aus dem Nachbarschnitt, Verbindung der inneren Längsgefässe mit dem Quergefäss. $^{195}/_{1}$. *bb* = Blutbahnen; *bz* = Blutzellen; *ec* = ektodermales inneres Epithel des Peribranchialraumes, resp. der Cloake; *en* = Entodermepithel des Kiemendarmes; f_1 u. f_2 = die erste und zweite Kiemenfalte; *g* = Gallerte in der primären Leibeshöhle; *ilg* = innere Längsgefässe; *ks* = Kiemenspalten; *q* = Quergefäss.

einander, als in den faltenlosen Zwischenabschnitten, wo sie sogar ganz fehlen können, und häufig kann man erkennen, dass sie an dem freien Faltenrand besonders zahlreich sind, während sie an der Basis immer weiter von einander abrücken (Textfigur 107 *A*).

Diese Eigenthümlichkeit in der Anordnung der inneren Längsgefässe rechtfertigt es, wenn man bei gewissen Molguliden, Cynthideen, Styeliden und Polystyeliden, die keine ausgeprägten Längsfalten besitzen, dennoch die Rudimente oder Andeutungen dieser Organe zu erkennen glaubt. Es zeigt sich nemlich, dass hier bei glatter Kiemenwand die Längsgefässe in Gruppen stehen, zwischen denen vereinzelte Gefässe vorkommen oder auch fehlen können. Diese Längsgefässbündel homologisirt man den Längsfalten oder betrachtet sie (Herdman) als deren Rudimente. Bei *Molgula pyriformis* führt jede Gefässgruppe 3—4 Einzelstämme, die durch Querbrücken mit einander verbunden sind (Fig. 15, Taf. XX). Auch bei

manchen *Styela* und *Polycarpa* (*P. glomerata* Alder) lässt sich kaum noch von faltenartigen Erhebungen der Kiemenwand reden, aber die Annäherung der Längsgefässe ist deutlich erkennbar. Bei *Polycarpa minuta* besteht jede Gruppe aus 4 Gefässen, während in den Zwischenzonen nur 2 vorkommen; bei *Styela oblonga* entsprechen 6—9, bei *St. flava* 10 Gefässe einer Längsfalte, 3 beziehungsweise 10 liegen zwischen den Gruppen vereinzelt. Noch überzeugender lehrt unter den Cynthideen die *Styelopsis grossularia,* wie eine Kiemenfalte durch eine Längsgefässgruppe vertreten werden kann. Bei der solitären Varietät dieser Art findet sich dorsal rechts ein ansehnlicher Längswulst entwickelt, der, ohne eine typische Falte darzustellen, doch unzweifelhafte Aehnlichkeit mit einer solchen zeigt; bei der socialen liegen an der gleichen Stelle 8—12 innere Längsgefässe flach dicht aneinander gepresst, ohne eine bedeutendere kammförmige Erhebung zu bilden, und ausserdem findet rechts noch an 2 anderen Stellen, links an 3 eine Annäherung von 3—5 Gefässen statt, die als rudimentäre Längsfalten angesehen werden (Lacaze-Duthiers und Delage).

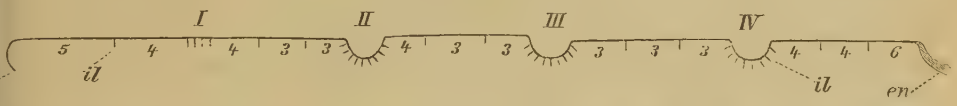
Sehr lehrreich für die Kenntniss der Bildungsweise der Längsfalten ist die Untersuchung der Polystyelidae, der einzigen Familie der Synascidien, bei denen derartige Faltungen vorkommen. Sie sind hier durchaus kein allgemein gültiges Merkmal. *Goodsiria dura* Ritter fehlen die Falten gänzlich, es finden sich hier jederseits nur 5 ganz nach Art der Botrylliden verlaufende innere Längsgefässe vor. Bei der *Synstyela* (*Goodsiria*) *monocarpa* Sluiter entwickeln sich in dem vollkommen faltenlosen Kiemendarm sogar jederseits nur 3 innere Längsgefässe, genau so wie bei *Botryllus*, während bei *Good. pedunculata* die inneren, durch 3 Spalten getrennten Gefässe beträchtlich zahlreicher sind. Zahlreich sind sie auch bei *G. coccinea*, und der Kiemendarm erweist sich überdies dadurch vollkommener entwickelt, dass in den ansehnlichen, durch innere Quer- und Längsgefässe gebildeten Maschen immer je 8 sehr langgestreckte Spiracula auftreten, die, wie es meist nur bei Monascidien vorkommt, von parastigmatischen Quergefässen durchkreuzt werden. *Goodsiria placenta var. fusca* Herdman hat jederseits 3 undeutlich ausgeprägte Längsfalten, die bei manchen Individuen nur in der dichteren Nebeneinanderlagerung von 3—5 inneren Längsgefässen sich erkennen lassen, und ähnlich ist es bei *Synstyela incrustans*, wo jederseits dorsal 3—4 einander dicht genäherte innere Längsgefässe — so wie bei *Styelopsis* — eine Falte andeuten. Bei *Goodsiria placenta* endlich kommen jederseits 3 echte, aber flache Längsfaltungen zur Ausbildung, und das Gleiche ist bei *Goodsiria lapidosa* Herd. der Fall, nur dass hier überdies noch jederseits dorsal eine „rudimentäre" Falte auftritt, die lediglich in 3—4 zusammengerückten Längsgefässen besteht, während die echten Falten ungefähr 9 Gefässe tragen (siehe das Schema in Textfigur 108).

Auch innerhalb der Gattung *Chorizocormus* finden sich verschiedene Ausbildungsstufen vor. *Ch. sydneyensis, Ch. subfuscus, Ch. leucophaeus*

haben nur eine geringere Zahl mehr oder minder gleichmässig vertheilter innerer Längsgefässe, *Ch. reticulatus* besitzt jederseits dorsal die Andeutung einer Längsfalte in der Gestalt von 4 eng aneinander gepressten Gefässen.

So finden wir also in der Familie der Polystyelidae eine continuirliche Reihe der Entwicklung der Längsfalten. Die primitivsten, einfachsten Formen schliessen unmittelbar an die Botrylliden an und zeigen

Fig. 108.



Schematische Darstellung des Durchschnitts durch die Kiemenwand von *Goodsiria lapidosa* Herdman.

I = dorsale, rudimentäre Falte; *II, III, IV* = die folgenden echten Falten. Die arabischen Ziffern bedeuten die Anzahl der Spiracula in dem betreffenden Zwischenraum. *df* = Dorfalfalte; *en* = Endostyl; *il* = innere Längsgefässe.

eine so vollkommene Uebereinstimmung — nicht nur im Bau der Kieme, sondern auch in anderen Organisationseigenthümlichkeiten und in der Knospung —, dass an den innigen verwandtschaftlichen Beziehungen beider Gruppen meines Erachtens gar nicht zu zweifeln ist. Es wird diese Auffassung auch im systematischen Abschnitt ihren Ausdruck finden. Die verwickelter gebauten Arten beweisen uns, dass die Complicationen im Bau der Kiemen erst innerhalb dieser Gruppe selbstständig und unabhängig von anderen Familien aufgetreten sind.

Die Zahl der Falten ist bei den verschiedenen Arten und Gattungen recht verschieden, doch gilt sie für eine Art stets als constant. Die Autoren geben entweder die Gesammtzahl oder die einer Seite an, woraus leicht Irrthümer entstehen können. Rechts und links finden sich fast immer gleich viel Falten, nur selten ist die Anordnung unsymmetrisch. Die Asymmetrie gilt entweder als Artmerkmal, oder sie tritt als eine individuelle Variation eines ursprünglichen symmetrischen Verhaltens nur bei einigen Exemplaren auf. *Polycarpa* (*Heterocarpa*) *glomerata* Alder hat links 2, rechts 3 Falten*), *P. obtecta*, *P. spongiabilis* haben 4 Falten links, 5 rechts; doch dürfte es sich bei *P. obtecta* nur um eine individuelle Verschiedenheit handeln, denn es kommen auch jederseits 4 Falten in symmetrischer Stellung vor, und ähnlich ist es bei *Forbesella tesselata*, bei der normaler Weise links und rechts je 4, zuweilen links aber nur 3 Längsfalten auftreten. Auch bei *Stolonica aggregata* Frbs. u. Hnl. finden sich individuelle Verschiedenheiten und asymmetrische Ver-

*) Nach Heller (1877) handelt es sich bei dieser Form allerdings nicht um echte Faltungen der Kiemenwand, sondern es rücken an den betreffenden Stellen nur die Längsgefässe dicht aneinander. Lacaze-Duthiers und Delage zählen jederseits 3 „rudimentäre“ Falten.

theilung der flachen Längsfalten; es lässt sich sogar zumeist eine asymmetrische Anordnung beobachten, denn in der Regel liegen 3 Falten rechts, aber nur 2 links, und überdies ist die dorsale rechte die grösste. Indem entweder rechts eine Falte schwindet oder links eine neue hinzutritt, wird eine symmetrische Anordnung gewonnen, und es sinkt die Gesammtzahl auf 4 oder steigt auf 6. Unsymmetrisch ist auch oft *Boltenia tuberculata* Herd., indem links stets 6 Falten, rechts dagegen oft noch eine siebente auftreten. Bei *Molgula pyriformis* scheinen gewöhnlich in asymmetrischer Weise auf der einen Seite 6, auf der anderen 7 Falten und nur seltener jederseits 7 vorhanden zu sein.

Sieht man von den zuerst erwähnten asymmetrischen Bildungen ab, so finden sich nur ganz ausnahmsweise weniger als 4 Paar Falten bei einigen *Styela* (*St. squamosa*, *St. pusilla*) und *Polycarpa* (*P. simplex* jederseits nur 2 Falten). Sonst treten normaler Weise bei *Styela*, *Polycarpa*, *Dendrodoa*, *Glandula*, also fast in der ganzen Gruppe der Styelinae immer jederseits 4 Falten auf. 5 finden sich in der Gattung *Pera*, ungefähr 6 bei *Culeolus*, 6—7 bei *Molgula*, 7 bei *Cystingia*, *Eugyriopsis*, *Ctenicella*, *Ascopera*, 6—9 bei *Boltenia* (*B. pachydermatina* 6— *B. elegans* 9). Manche artenreiche Gattungen, die Species von sehr verschiedener Grösse enthalten, zeigen ein sehr erhebliches Schwanken der Faltenzahl bei den verschiedenen Arten. Bei *Microcosmus* finden sich 5 (*M. oligophyllus* Heller) bis 14 und 15 Paar (*M. Draschei*, *M. Julinii*), bei *Cynthia* 6 (*C. dura*, *C. corallina* etc.) bis 12 oder 13 Paar Kiemenfalten (*C. grandis*).

Es wird kaum auffallend erscheinen können, dass bei denjenigen Arten, die durch besonders zahlreiche Falten ausgezeichnet sind, nicht unerhebliche individuelle Verschiedenheiten der Faltenzahl vorkommen. *Cynthia arctica* hat 7—8, *Microcosmus australis* 8—10 *Cynthia grandis* 12 oder 13, *Microcosmus Draschei* sogar 12—15 Falten jederseits.

Bei der Zählung der Falten beginnt man jederseits auf der Dorsalseite mit 1; hält man diesen Zählungsmodus fest, so erhält jede Falte ihre bestimmte Zahl, wodurch die Beschreibung vereinfacht wird (vgl. hier auch das Schema für *Goodsiria* Textfigur 108). Eine kurze, aber bestimmte Bezeichnung der einzelnen Falten ist häufig deshalb von Wichtigkeit, weil sie nicht alle gleich beschaffen sind. Während z. B. bei *Styelopsis*, *Polycarpa* (*Heterocarpa*) *glomerata* die erste der „rudimentären" Falten, und zwar gewöhnlich nur auf einer Seite, besonders gross und stark ausgebildet ist, finden wir sie bei den meisten anderen Arten (siehe Textfigur 107) gerade besonders klein, und erst die folgenden erlangen die volle Grösse. Häufig habe ich auch das letzte neben dem Endostyl verlaufende Faltenpaar sehr wenig umfangreich und nur schwer nachweisbar angetroffen, da es von den Endostylfaltungen fast ganz überdeckt war. Nur auf den Querschnitten trat es scharf und deutlich hervor, und ich halte es daher für sehr wahrscheinlich, dass vielleicht häufiger solche kleine Kiemenfalten auf der ventralen und zuweilen auch auf der

dorsalen Seite übersehen sein möchten, da die Systematiker kaum jemals durch die Thiere, die sie behandeln, Schnitte anfertigen.

Nur bei einigen Gattungen der Molguliden und Cynthideen (Styelinen) scheinen die Falten vollkommen zu fehlen, und dieses negative Merkmal hat zum Theil dazu Veranlassung gegeben, die betreffenden Formen von den bereits bekannten Gattungen, in welchen sie untergebracht waren, abzutrennen und in neue einzuordnen. So hat Traustedt (1882) für die *Molgula Manhattensis* Dekay die neue Gattung *Bostrichobranchus* gegründet, die der Kiemenfalten entbehrt, gleichzeitig allerdings nur links Gonaden besitzt. Später (1885) stellte er die Gattung *Paramolgula**) auf, die sich eigentlich nur durch den Mangel an Längsfalten von *Molgula* unterscheidet, im Uebrigen aber, so namentlich in Bezug auf zahlreiche Haupt- und Nebeninfundibula und unregelmässige Einzelspalten, die sich in jeder Masche neben einander finden, mit dieser Gattung in hohem Maasse übereinstimmt. Den Mangel der Falten haben *Paramolgula* und *Bostrichobranchus* mit der nahe verwandten *Eugyra* gemein, von der sie sich aber in anderen Beziehungen scharf unterscheiden. — Unter den Styelinen scheinen bei *Pelonaea* Kiemenfalten vollkommen zu fehlen, bei anderen Formen finden sie sich in der oben (p. 437) beschriebenen Weise als „rudimentäre" Gebilde vor.

Ist aber in der That überall in den zuletzt erwähnten Gruppen das Fehlen der Längsfalten lediglich durch Rückbildung zu erklären, oder könnten nicht auch der Mangel ein ursprünglicher sein und die „rudimentären" Faltungen die Anfangsstadien der Entwicklung bedeuten? Dann würde uns die vergleichend anatomische Betrachtung erweisen, dass die Faltenbildungen bei Cynthideen und Molguliden ebenso selbstständig und unabhängig aufgetreten sind, wie es meines Erachtens bei den Polystyeliden der Fall war (vgl. oben p. 438), nur dass die Entwicklung bei den grossen Monascidien zu viel complicirteren Endformen geführt hat als bei den kleinen stockbildenden Individuen.

Jedenfalls ergiebt sich aus den Darlegungen dieses Abschnittes, dass die Kiemendarmfalten eine hohe systematische Bedeutung besitzen. So wie ihr gänzliches Fehlen in manchen Fällen, wie ich glaube, mit Recht die Aufstellung einer neuen Gattung bedingte, hat in anderen eine Verschiedenheit der Faltenzahl zur Schaffung einer neuen Species Veranlassung gegeben. Freilich sind diese Gesichtspuncte erst in neuester Zeit und auch jetzt nicht einmal allgemein zur Annahme gelangt. So anerkannte Kupffer noch 1872 nicht die bereits einige Jahre vorher von Alder und Hancock geschaffene Gattung *Eugyra*, weil ihm weder die Eigenart der Kiemenspalten und ihre Anordnung, noch auch das Fehlen der Längsfalten den Werth von Gattungsmerkmalen zu haben schienen.

*) Neuerdings hat Michaelsen (1900) die Gattung *Paramolgula* anders definirt, und Pizon (1898) hat die Gattung ganz eingezogen und zu *Ctenicella* gefügt. Ebensowenig lässt der französische Autor die Gattung *Bostrichobranchus* gelten, er stellt sie zu *Eugyriopsis*. Das Nähere darüber findet man im systematischen Theil.

Ich möchte diesen Abschnitt nicht beschliessen, ohne der Beziehungen gedacht zu haben, die zwischen inneren Längsgefässen und den Längsfalten der Gesammtkieme bestehen, d. h. die Frage zu beantworten, wie jene sich auf diese letzteren vertheilen. Neuere Autoren (Hartmeyer, Michaelsen) haben auf die Art und Weise der Anordnung der inneren Längsgefässe, auf ihre Stellung in und zwischen den Falten besonderen Werth gelegt und Formeln aufgestellt, um das Verhalten der Längsgefässe sofort übersichtlich zu kennzeichnen. Die aufeinander folgenden arabischen Zahlen bezeichnen die Anzahl der Längsgefässe, die — von der Dorsalseite angefangen nach dem Endostyl zu — abwechselnd in den Zwischenzonen und auf den Falten stehen. Die aufeinander folgenden Längsfalten sind durch vorgesetzte römische Zahlen bezeichnet. So wird z. B. für *Styela rustica* L. folgende Formel gegeben:

D-(5-6) –I(ca.20)-(4-5)-II(ca.12)-(4-5)-III(ca.12)-(3-4)-IV(5-6)-(1)-H.

D bedeutet die Dorsalseite, H oder auch En die Endostylseite. Macht man sich ein für alle mal dahin schlüssig, stets bei der Aufstellung der Formel auf der Dorsalseite zu beginnen, so können die Endbuchstaben ohne Schaden fortfallen. Aber noch in einer anderen Beziehung lässt sich das Schema vereinfachen, während gleichzeitig die Formel übersichtlicher wird und meines Erachtens unmittelbarer zu einer Vorstellung von der Configuration der Kiemenwand führt. Da wir schon oben ausgeführt haben, dass die dorsale Falte als die erste, die ventrale als die letzte bezeichnet wird, können die die Falten bedeutenden römischen Zahlen weggelassen werden, wenn man nur, um den Gegensatz hervorzuheben, die Zahl der an den Falten stehenden Gefässe zwischen Klammern stellt, die der Zwischenzonen dagegen durch Kommata trennt. Die oben mitgetheilte Formel für *Styela rustica* vereinfacht sich dann dahin:

5—6, (ca. 20) 4—5, (ca. 12) 4—5, (ca. 12) 3—4, (5—6) 1.

Eine derartige Formel ist geeignet, auch noch ein specielleres Verhalten in der Vertheilung der inneren Längsgefässe auszudrücken. Bei jener *Styela* ist die Zahl der Gefässe in den Zwischenzonen nicht constant, und eine bestimmte Gruppirung ist hier nicht wahrzunehmen. Zuweilen ist das aber der Fall, und es möchte dann wünschenswerth erscheinen, die Art der Gruppirung in der Formel ersichtlich zu machen. Treten z. B. in der Zone zwischen zwei Falten, von denen die eine 20, die andere 12 Längsgefässe enthält, 7 Gefässe auf und stehen sie in drei Gruppen von je 2 oder 3, so wird sich das an der betreffenden Stelle in der Formel leicht auf folgende Weise ausdrücken lassen:

. . . . . (20) 2, 3, 2, (12) . . . . .

Wer sich genöthigt sieht, eine neue Species auf ein Exemplar hin aufzustellen, wird leicht geneigt sein, der Zahl und Vertheilung der Längsgefässe eine höhere systematische Bedeutung zuzuerkennen, als ihnen in Wirklichkeit vielleicht zukommt. Wenn ein späterer Forscher dann ein anderes Exemplar auffindet, das erhebliche individuelle Verschiedenheiten aufweist, wird auch er geneigt sein, die Bedeutung der

Formel seines Vorgängers zu überschätzen und die individuellen Unterschiede für die Merkmale einer neuen Species zu halten. Das Arbeiten mit diesen Formeln birgt also eine gewisse Gefahr, wenn man ihnen eine zu hohe Bedeutung beimisst.

Dass die individuellen Unterschiede in dieser Beziehung sehr bedeutend sein können, ergiebt sich z. B. sehr deutlich aus den Angaben, die Kjaer und Hartmeyer über die Vertheilung der inneren Längsgefässe bei *Dendrodoa glandaria* M'Leay machen. Nach ersterem ergiebt sich die Formel:

2—3, (12—15) 2—3, (4—5) 2—3, (6—8) 2—3, (4) 2—3.

Hartmeyer dagegen giebt folgendes Schema:

1—2, (ca. 20) 2—3, (6) 3, (8) 3, (4) 1—2.

Man wird aus diesen Mittheilungen wohl die Ueberzeugung gewinnen dürfen, dass die Zahl und die Vertheilung der inneren Längsgefässe auf die Falten und Zwischenzonen für die Systematik in vielen Fällen nur einen sehr geringen Werth besitzen, der es vielleicht als überflüssig erscheinen lässt, diese schwankenden Verhältnisse durch besondere Formeln zum Ausdruck zu bringen.

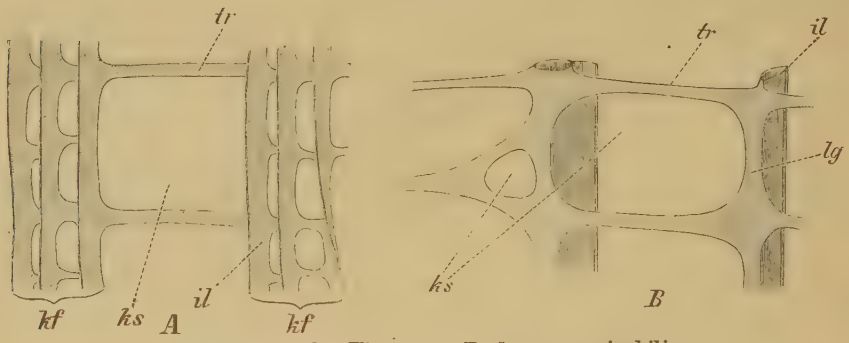
f. Aberrante Kiemenformen.

Unter dem Challenger-Material wurden zuerst von Herdman eine Reihe einfacher und zusammengesetzter Ascidien aufgefunden, die sich durch einen sehr eigenartigen Bau der Kieme auszeichnen. So verschieden im Einzelnen diese Respirationsorgane auch sein mögen, so ist doch allen ein wesentlicher Zug gemeinsam, der sie von den bisher behandelten Kiemenformen ziemlich scharf unterscheidet. Es kommen hier die folgenden Gattungen in Frage: *Culeolus*, *Fungulus*, *Bathyoncus*, *Pharyngodictyon* und in gewissem Sinne auch die „Gattung *Styeloides*". Zumeist sind es Tiefseeformen, die theilweise aus mehreren tausend Metertiefen stammen und bisher nur in einem einzigen Exemplar bekannt geworden sind.

Bei den vier ersten Gattungen besteht die Kieme lediglich aus einem Maschenwerk senkrecht sich kreuzender Balken. Die Maschen sind zumeist annähernd quadratisch, ein wenig längsgestreckt, seltener ausgeprägt quergestellt (*Culeolus Wyville-Thomsoni*). Herdman vergleicht dieses Kiemengitterwerk nicht mit der ganzen Kieme der bisher betrachteten Formen, sondern nur mit dem secundären inneren Gitter, das aus den inneren Längs- und Quergefässen besteht. Er nimmt an, dass die ganze von Kiemenspalten durchbrochene primäre Kiemenwand rückgebildet sei, dass daher echte Spiracula hier vollkommen fehlen. Ob Herdman die Rückbildung erst im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der Thiere sich vollziehen lässt, ist nicht zu ersehen; er wird aber doch wahrscheinlich annehmen müssen, dass im Embryo zuerst eine normale primäre Kiemenwand sich anlegt. Dass die Maschenzwischenräume keine wahren

Kiemenspalten seien, gehe auch daraus hervor, dass ihre Ränder keine Bewimperung tragen. Ich habe aber schon oben (p. 401) darauf aufmerksam gemacht, dass das Fehlen der Wimpern in conservirten Exemplaren auf das Verhalten im lebenden Thier nicht immer mit Sicherheit zu schliessen gestattet, aber allerdings muss auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass hier die Flimmern in der That fehlen.

Fig. 109.



A. Stück aus der Kieme von *Bathyoncus mirabilis*.
B. Stück aus der Kieme von *Culeolus Wyville-Thomsoni*. (Nach Herdman.) $^{50}/_{1}$.
il = innere Längsgefässe; *kf* = Kiemenfalten; *ks* = Kiemenspalten; *lg* = Interspiraculare Längsgefässe der primären Kiemenwand; *tr* = Transversalgefässe.

Trotzdem glaube ich, dass diese eigenartigen Kiemen noch eine andere Deutung gestatten, die die nichts weniger als naheliegende Annahme einer vollkommenen Rückbildung der primären Kiemenwand überflüssig macht. Ich glaube nämlich, dass auch hier, wie überall bei den Ascidien, wirkliche Kiemenspalten vorhanden sind, nur dass sie eine ganz bedeutende Grösse erlangen und sich so weit ausdehnen, dass sie eine Masche ganz ausfüllen (vgl. oben p. 380). Ob jedes dieser riesigen Spiracula nur aus einer einzigen Perforation hervorgeht, oder ob nicht vielleicht nachträgliche Verschmelzungen ursprünglich gesonderter kleiner Spaltöffnungen eingetreten sind, worauf bereits oben (p. 381) hingewiesen wurde, kann ohne Kenntniss der Entwicklungsgeschichte natürlich nicht entschieden werden. Aber es wird immerhin diese Auffassung dadurch nahe gelegt, dass gelegentlich kleine Perforationen zwischen den grossen Lückenräumen zu beobachten sind (siehe Textfigur 109 *B*). Morphologisch entspräche dann jede der grossen Oeffnungen einer Spaltengruppe oder einem Infundibulum, in denen die die Einzelspalten trennenden Interspiralargefässe geschwunden sind.

Um diese Auffassung, dass die Spalten jener Ascidien wirkliche riesige Spiracula der primären Kiemenwand sind, zu erhärten, habe ich eine Copie von Herdman's Abbildung des Gitterwerks des *Culeolus Wyville-Thomsoni* als Textfigur 109 *B* hier eingefügt, und es scheint mir, dass sich an ihr erweisen lässt, dass zwischen den Perforationen in der That noch Theile der primären Kiemenwand vorhanden sind und zwar

in der Form von interspiracularen Längs- und Quergefässen. Neben und nach innen zu von diesen Längszonen verlaufen die inneren Längsgefässe, die allerdings bei den meisten Arten ganz besonders stark entwickelt sind und als die mächtigsten Gebilde erscheinen. Ob die Transversalgefässe ausschliesslich interspiraculare, ganz der primären Kiemenwand zugehörende Organe sind, oder ob sich an ihnen nicht auch innere Quergefässe, sei es in Gestalt von membranartigen Falten, sei es als röhrenförmige Querbrücken, entwickeln, ist aus den veröffentlichten Abbildungen nicht sicher zu entnehmen. Nur lässt sich erkennen, dass die die Spaltöffnungen trennenden Quergefässe nicht immer von gleicher Grösse sind und dass zuweilen Gefässe zweier oder auch dreier Ordnungen unterscheidbar werden. Bei *Culcolus Wyville-Thomsoni* z. B. scheinen die Stellung und Anordnung der Quergefässe ganz regelmässig zu sein und sich durch die Formel I.III.III.III.II.III.III.III.I. ausdrücken zu lassen.

Bei *Pharyngodictyon* dürfte vielleicht der Bau der Kieme noch einfacher sein und das Gitterwerk nur der primären Kiemenwand entsprechen, die von mächtig grossen Spalten durchbrochen ist. Es scheint mir nämlich aus der systematischen Stellung dieses Genus innerhalb der Synascidien hervorzugehen, dass hier kaum innere Längsgefässe zur Ausbildung gelangen können, und auch in der von Herdman gegebenen Abbildung lässt sich nur eine Art von längs verlaufenden Gefässen erkennen und zwar nur solche, die in der Ebene der Spalten liegen und daher von mir als interspiraculare betrachtet werden. Ob aber vielleicht, wie es bei den verwandten Formen des *Pharyngodictyon* oft der Fall ist, die interspiracularen Quergefässe kleine, nach innen gerichtete Faltungen (innere Quergefässe) bilden, ist vorläufig nicht zu entscheiden.

Die Kieme von *Culeolus*, *Fungulus* und *Bathyoncus* zeichnet sich, sowie die der im System nahe stehenden Arten, durch Längsfaltungen aus; bei *Culcolus* sind zumeist 6 Faltenpaare nachweisbar. Es scheint, dass die Falten nicht immer wirkliche Erhebungen der ganzen Kiemenwand darstellen, sondern zuweilen lediglich dadurch gebildet werden, dass die inneren Längsgefässe näher aneinander rücken. Da aber, wie sich aus der oben gegebenen Darstellung ergiebt, stets die Breite einer Kiemenspalte der Entfernung zweier inneren Längsgefässe entspricht, müssen an den betreffenden Stellen auch die Spiracula enger und mehr schlitzförmig werden (siehe Textfigur 109 *A*).

Die am Eingang dieses Abschnitts erwähnte Gattung *Styeloides* wurde von Sluiter (1886) auf Grund eines in 6 Faden Tiefe an der Insel Billiton aufgefundenen Exemplars, das der Kieme gänzlich entbehrte, aufgestellt und die Species infolge dieser Besonderheit *St. abranchiata* genannt. Später hat Sluiter selbst (1895) die Gattung wieder eingezogen und jene Species als eine *Styela* erkannt, die ihren Kiemendarm rückgebildet hatte. Als eine regelmässig im Alter eintretende Erscheinung beobachtete er das auch bei *Styela* (*Polycarpa*) *solvens*, einer Form, die nur in der Jugend einen unvollkommenen, von kleinen Spiraculis durchbohrten

Kiemendarm erkennen liess, während alte Thiere stets ohne Kieme angetroffen wurden. Die Erklärung für diese Erscheinungen fand Willey (1896) darin, dass — er beobachtete dieses Verhalten bei seiner *Styeloides eviscerans* — gelegentlich der Kiemendarm und andere Eingeweide ausgestülpt und abgestossen werden, und Sluiter glaubt gewisse Besonderheiten seiner *St. abranchiata* auf die beginnende Regeneration der Kieme zurückführen zu können. Jedenfalls darf also das Fehlen der Kieme bei bestimmten Ascidien nicht als ein Art- oder gar Gattungsmerkmal aufgefasst werden, wie es früher irrthümlicher Weise geschehen ist.

Der Verlust des Kiemendarms bei diesen Styelinen erinnert an die periodische Degeneration und später wieder eintretende Regeneration des vorderen Körperabschnittes bei den Diplosomiden, Erscheinungen, auf die in dem die Knospung behandelnden Kapitel noch näher hingewiesen werden soll.

VIII. Der Verdauungstractus.

An den Kiemendarm setzt sich der Verdauungstractus an; entwicklungsgeschichtlich entsteht er sehr frühzeitig von jenem aus als eine haken- und später hufeisenförmige Ausstülpung, die rasch an Grösse zunimmt, sich in eine Anzahl hintereinander gelegener Abschnitte differenzirt, von denen der letzte, am ursprünglich blinden Ende gelegene durch den After in die Cloakenhöhle durchbricht. Das ganze Organ wird daher ausschliesslich vom Entoderm gebildet, und auch das äusserste Endstück am After stammt von diesem Keimblatte her, da das ektodermale Cloakenepithel sich nirgends röhrenförmig einstülpt, um dem Entodermrohr entgegen zu wachsen und sich mit ihm zu verbinden. (Ausnahmen siehe p. 468.)

Gliederung. Der Darmtractus der entwickelten Ascidie stellt demnach eine Schleife dar, an der ein absteigender und aufsteigender Ast zu unterscheiden ist. Als den normal differenzirten Darm darf man wohl den betrachten, der vier Abschnitte mehr oder minder scharf gesondert zeigt, die als Oesophagus, Magen, Mittel- und Enddarm zu bezeichnen sind. Sowohl der Oesophagus als auch der Magen erscheinen wohl stets als einheitliche, äusserlich ungegliederte Theile und gehören mit wenigen Ausnahmen (*Distoma rhodopygе* Sluiter) ganz in den Bereich des absteigenden Astes. Mitteldarm und Enddarm zerfallen öfters in je zwei oder selbst drei Abschnitte; der Enddarm bildet oft allein den ganzen aufsteigenden Schenkel der Schleife, während der Mitteldarm in der Regel das Verbindungsstück der beiden Aeste darstellt. Häufig werden Mittel- und Enddarm zusammen, oft auch nur der letztere allein als Intestinum bezeichnet. Ein besonders differenzirter Rectalabschnitt*) tritt nur selten

*) Maurice bezeichnet bei *Fragaroides* den ganzen aufsteigenden Ast der Schleife als Rectum, und auch manche andere Autoren verstehen unter diesem Namen den ganzen hier Enddarm genannten Abschnitt. Lacaze-Duthiers begreift unter Rectum bei den Molguliden nur den letzten in unmittelbarer Nachbarschaft des Anus gelegenen Theil und fasst als Intestinum Mittel- und Enddarm zusammen; er folgt hier der Auffassung

am Intestinum auf; öfters zeigt er sich dann als ein mehr oder minder blasenförmig aufgetriebenes Gebilde, das wir als Analblase bezeichnen wollen und das auch die Namen „Bulbus analis“ (Lacaze-Duthiers) „pavillon anal“ (Maurice) etc. erhalten hat. So kann also der Darmtractus, wenn gleichzeitig Mittel- und Enddarm in mehrere Abschnitte gesondert sind, ein recht complicirtes, vielfach gegliedertes Organ darstellen.

In vielen Fällen zeigt sich aber eine mehr oder minder weit gehende Vereinfachung der Gliederung des Darmtractus. Sehr häufig erscheinen bei äusserer Betrachtung nur drei Abschnitte gesondert, weil Mittel- und Enddarm ganz allmählich ohne jede äussere Trennung oder Abgrenzung ineinander übergehen. Unter den Monascidien, und besonders bei Molguliden und Cynthien, ist das ein recht häufiges Vorkommen, und das Vorgehen Savigny's und anderer, den ganzen dem Oesophagus und Magen folgenden Darmtheil einfach als Intestinum zu bezeichnen, erscheint hier ganz gerechtfertigt (vgl. hier die Abbildungen auf Taf. XXI).

Eine weitere Vereinfachung kommt dadurch zu Stande, dass der Magen äusserlich nicht mehr als ein so scharf abgesetztes selbstständiges Organ erscheint, sondern unter Abnahme des Volumens und Vereinfachung seines Baues einerseits dem Oesophagus, andererseits dem hinteren Abschnitt immer ähnlicher wird. So stellt er füglich zwischen dem vorderen und hinteren Darmtheil eine so innige Verbindung her, dass eine scharfe äussere Abgrenzung verschiedener Regionen im Darmcanal gar nicht mehr ausführbar ist und die Schleife fast ganz einheitlich erscheint. In der ausgeprägtesten Weise dürfte sich diese einfache Darmschleife bei *Fungulus cinereus* vorfinden, denn Herdman erwähnt ausdrücklich, dass ein besonderer Magen nicht unterscheidbar gewesen sei (siehe Textfigur 13, p. 156).

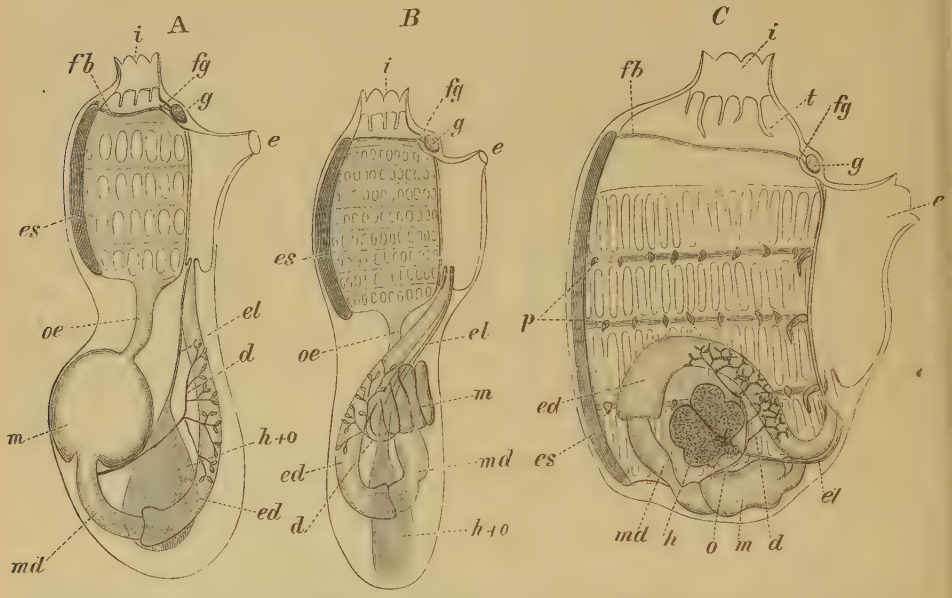
Aber auch bei vielen Cynthideen (*C. morus, C. sigillata, Microcosmus spinosus, Boltenia elegans* und anderen) und Molguliden (*Gamaster, Ctenicella tumulus, Molgula glomerata, M. gregaria, M. Filholi, Astropera sabulosa, Stomatropa villosa* und vielen anderen), sowie bei manchen Synascidien (*Colella Thomsoni*) ist kaum ein besonderer, äusserlich hervortretender Magentheil wahrzunehmen, und der ganze Tractus erscheint daher ziemlich gleichartig, ungegliedert. Wie aber namentlich die Untersuchungen von Lacaze-Duthiers und Delage gezeigt haben, bestehen doch in Bezug auf den feineren Bau nicht unbedeutende Unterschiede in den verschiedenen Darmregionen, so dass nach Eröffnung des Darmrohres in der Regel ein Magentheil sich leicht feststellen lässt. Es hält nicht schwer, eine continuirliche Reihe aufzustellen, die mit einem wohl ausgebildeten ballonartig aufgetriebenen Magen beginnt und mit

Savigny's, und auch in diesem Kapitel wird die Bezeichnung Intestinum für den ganzen auf den Magen folgenden Darmabschnitt angewendet werden, wenn er — wie bei vielen Molguliden und Cynthideen — einheitlich und in Mittel- und Enddarm nicht gesondert erscheint.

einfacher, ungegliederter Darmschleife abschliesst, in der ein besonderer Magentheil äusserlich nicht hervortritt.

Schleifenform. Ganz abgesehen von der eben erwähnten Gliederung zeigt die Form der Darmschleife bei den verschiedenen Familien und Gattungen bedeutsame Unterschiede. Im einfachsten Fall ist sie einfach hufeisenförmig, der absteigende Ast ziemlich in gerader Linie

Fig. 110.



Schematische Darstellung des Verhaltens von Darmcanal und Kiemendarm bei verschiedenen Ascidien. *A* Darm, einfache Schleife hinter der Kieme gelegen. *B* Darmschleife gedreht. *C* Darm, neben dem Kiemendarm gelegen; nur der Oesophagus und zum Theil der Magen liegen hinter ihm.

d = Darmumspinnende Drüse; *e* = Egestionsöffnung; *ed* = Enddarm; *el* = Eileiter; *es* = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglion; *h* = Hoden; *i* = Ingestionsöffnung; *m* = Magen; *md* = Mitteldarm; *o* = Ovarium; *oe* = Oesophagus; *p* = Papillen im Kiemenkorb; *t* = Tentakel der Eingangsöffnung.

nach hinten verlaufend, der aufsteigende dorsal davon ebenfalls gerade nach vorn zu sich erstreckend (siehe Textfigur 110 *A*). Unter den Synascidien kommt ein solches Verhalten häufig vor (*Distoma adriaticum*, *Distaplia lubrica*, viele *Leptoclinum*, *Aplidium asperum*, *Circinalium concrescens* etc.), und zuweilen erscheint der Darmverlauf dadurch etwas complicirter, dass eine bruchsackartige ventrale Ausstülpung auftritt, in die beide Darmschenkel eintreten, ohne ihre gegenseitigen Lagebeziehungen zu verändern (*Diplosoma crystallinum*, *D. pseudoleptoclinum* und andere). Eine sehr bemerkenswerthe Ausnahme bildet *Amaroucium globosum* Herd. Auch hier stellt zwar der Darm eine einfache hufeisenförmige Schlinge dar, aber der absteigende Ast liegt dorsal, der aufsteigende Enddarm ventral, um links neben dem Endostyl zu verlaufen und hier in den Peribranchial-

raum zu münden, während die anderen Species der Gattung *Amaroucium* sich zumeist durch die normale einfache Schleifenform auszeichnen.

Bei den meisten Synascidien, bei denen der Verdauungstractus geradeaus hinter dem Kiemensack verläuft, erfolgt aber eine Drehung der Schleife um die Hauptaxe des Thieres herum. Man erhält eine Vorstellung dieses Vorgangs, wenn man annimmt, dass die Vorderenden der Darmschlinge festgehalten, das Hinterende aber bis 180° gedreht würden, so dass das Hinterende des absteigenden Astes von der Ventral- auf die Dorsalseite, das des aufsteigenden von der Dorsalseite auf die ventrale gelangt. Die Folge dieser Drehung ist eine Kreuzung der beiden Schleifenschenkel: der ursprünglich dorsale verläuft von hinten ventral nach vorn dorsal, der ursprünglich ventrale zeigt dagegen zumeist einen ziemlich der Principalaxe parallelen Verlauf, da in der Regel der Oesophagus am dorsalen Hinterende des Kiemendarms entspringt und das Hinterende des absteigenden Astes ebenfalls dorsalwärts verlagert wurde. Diese Drehung kann natürlich nach zwei Richtungen hin erfolgen, der Art, dass der Hintertheil des ursprünglich ventralen Astes entweder nach rechts oder nach links hin geführt wird. Zumeist verschiebt er sich über die rechte Seite nach dem Rücken zu, und die Folge ist dann, dass der gesammte Enddarm links vom Oesophagus und Magen zu liegen kommt (siehe Textfigur 110 *B*). Doch erfolgt auch die Drehung im entgegengesetzten Sinne, und das Intestinum liegt dann auf der rechten Seite (die Gattung *Polyclinum*, wo nicht, wie z. B. bei *P. pullum*, die einfache ursprüngliche Schleifenform erhalten bleibt). Es lassen sich unschwer Arten auffinden, bei denen die Drehung verschieden weit vorgeschritten ist, ohne noch 180° erreicht zu haben.

Bei manchen Polycliniden erscheint die Form der Schleife dadurch besonders complicirt, dass gleichzeitig mit der eben erwähnten Drehung um 180° sowohl der absteigende, wie der aufsteigende Schenkel mehrfach gebogen, fast schlangenförmig gewunden sein können. Indem die Windungen dorsal und ventral zu, besonders aber nach rechts und links hin ausbiegen, kommt es dazu, dass die beiden Schenkel sich mehrmals kreuzen. So liegt z. B. bei *Glossophorum sabulosum* das hintere Ende des aufsteigenden Astes rechts vom Mitteldarm und Magen, das vordere dagegen links vom Oesophagus.

Uebrigens verhalten sich bezüglich des Verlaufs der Darmschlinge zuweilen nicht nur die verschiedenen Species einer Gattung verschieden (z. B. *Polyclinum*, *Amaroucium*), sondern es kommen auch individuelle Unterschiede vor. So erwähnt Drasche, dass bei *Amaroucium commune* die Darmschleife in der Regel die vollendete Drehung erkennen lässt, so dass der Enddarm links vom Magen und Oesophagus verläuft, während zuweilen bei allen Individuen eines Stockes die Drehung unterbleibt und nur eine einfache Schlinge angetroffen wird, wie sie auch bei vielen *Aplidium* vorkommt.

Bei den meisten Monascidien und vielen stockbildenden Formen ist die Darmschleife nicht einfach hufeisenförmig, sondern complicirter gewunden. Fast immer hängt die Complication mit einer mehr horizontalen Stellung des Darmes zusammen, wenn dieser nicht mehr hinter dem Kiemensack liegt, sondern ganz in dessen Bereich einbezogen erscheint (Fig. 5, Taf. XXI, Textfigur 110 *C*). Das ursprünglich hintere Schleifenende liegt dann ventral und kann überdies mehr oder minder weit nach vorn zu bruchsackartig sich hervorwölben, ja selbst den Anfang zu einer dorsal und nach hinten zu gerichteten spiraligen Einrollung zeigen (siehe Fig. 2, Taf. XXI). Ausserdem erscheint der Enddarm derart geknickt, dass ein besonderer Rectalabschnitt deutlicher hervortritt, der geradeaus nach vorn verläuft und mit dem übrigen Intestinum oft einen sehr spitzen Winkel bildet (Fig. 3, Taf. XXI). In einigen wenigen Fällen ist auch dieser Rectaltheil s-förmig gekrümmt (z. B. *Culcolus perlucidus*, *Styela aggregata*, *Dendrodoa*).

Häufig, besonders bei Molguliden, verlaufen beide Schleifenäste nahezu parallel zu einander, und fast immer erscheinen sie dann nahe an einander gerückt, oft durch das wenige dazwischen liegende Mesoderm so fest verbunden, dass die Trennung und Ausbreitung des Darmcanals nicht leicht auszuführen ist. In den Abbildungen auf Tafel XXI (Fig. 1 und 2) findet man einige Beispiele für dieses Verhalten. In zahlreichen anderen Fällen weichen aber die beiden Darmschenkel mehr oder minder weit aus einander (Fig, 3, 13, Taf. XXI), und öfters liegen dann die Geschlechtsorgane dazwischen. In artenreichen Gattungen kann man bei den einzelnen Species zumeist ziemlich erhebliche Verschiedenheiten der Form der Darmschleife beobachten; manche Genera allerdings zeichnen sich wieder durch eine recht gleichartige Beschaffenheit aus. So finden sich z. B. bei *Molgula* und *Ctenicella* fast immer sehr enge Schleifen mit stark genäherten Schenkeln, wenn freilich andererseits dadurch, dass eine spiralige Einrollung sich vorbereiten kann, eine gewisse Mannigfaltigkeit bedingt wird. Es ist der Versuch gemacht worden, die Form der Darmschleife, wenn auch nicht als einziges, so doch als sehr wichtiges Gattungsmerkmal zu verwerthen. Nach Heller (1877) unterscheiden sich *Styela* und *Polycarpa* dadurch, dass die erstere eine enge, die letztere eine weite, nach innen offene Darmschlinge besitzen. Doch erkennen andere Forscher (Sluiter) diese Unterschiede nicht als durchgreifende, bei allen Species zutreffende an, und es giebt z. B. Arten, die der Beschaffenheit der Geschlechtsorgane zufolge in die Gattung *Polycarpa* gestellt werden müssen, während sie die enge Darmschlinge der *Styela* zeigen (*P. natalensis* Sluiter, *P. rubida, P. comata*).

Lage. Von grosser Bedeutung ist die Lage des Darmtractus in Beziehung auf den Kiemensack. Als das ursprünglichste Verhalten dürfte wohl anzusehen sein, wenn die ganze Darmschleife hinter der Kieme liegt, wie es in Textfigur 110 *A* u. *B* zu sehen ist und bei den meisten Synascidien vorkommt. Es ist durchaus wahrscheinlich, dass alle die

Synascidien, die durch dieses Merkmal ausgezeichnet sind, eine grosse natürliche, auf Blutsverwandtschaft sich gründende Gruppe bilden, die als Merosomata passend bezeichnet werden könnte (vgl. darüber oben p. 416). Bei den Monascidien und bei vielen stockbildenden Ascidien dehnt sich aber der Kiemensack bis zum hintersten Körperende aus, und der Verdauungstractus kommt dann nicht mehr hinter ihn, sondern neben ihn zu liegen. Verschiedene Arten zeigen uns alle möglichen Stadien dieser Lageveränderungen. Bei *Ciona* liegt noch, wie bei den meisten Synascidien, der grösste Theil des Darms hinter dem Kiemensack (siehe Textfigur 16, p. 157). Auch bei *Hypobythius* und *Corynascidia* finden wir ihn ganz ausserhalb des Kiemenbereiches, dagegen vollkommen auf die Dorsalseite verschoben (Textfigur 15), was als eine erst bei diesen Gattungen zur Entwickelung gelangte Eigenthümlichkeit zu deuten ist. Fast immer liegt aber der Darm links oder rechts neben der Kieme, und zwar dürfte wohl überall die Verschiebung in der Weise erfolgt sein, dass zuerst Intestinum und Mitteldarm (siehe Textfigur 110*C*), dann auch Magen und Oesophagus an eine Seite des Kiemensackes rücken, wie es bereits bei den meisten Molguliden, bei *Fungulus*, *Boltenia* (Textfigur 13 u. 14, p. 156 u. 157), bei *Ascidia*, *Phallusia* und vielen anderen erfolgt ist (vgl. Fig. 5, Taf. XXI).

Im Allgemeinen gilt es als ein wichtiges Merkmal, ob der Darm auf der einen oder der anderen Seite liegt. Weitaus vorherrschend ist die linksseitige Lagerung (Molguliden, fast alle Boltenien und Cynthien, die meisten Ascidiiden). Rechts vom Kiemendarm liegt der Verdauungstractus bei vielen Corellinen, bei denen er allerdings sich öfters gleichzeitig mehr oder minder weit nach dem Rücken zu verschiebt, bei *Rhodosoma, Abyssascidia Wyvillei.* Herdman hat noch eine zweite Form als *Abyssascidia vasculosa* beschrieben, die neuerdings Hartmeyer als besondere Gattung *Herdmania* resp. *Bathyascidia* anführt, weil sie gewisse Besonderheiten der Kieme zeigt und einen links gelegenen Darm besitzt (siehe oben p. 423). Diese Lagerung des Darms, die 8lappige Ingestions-, die 6lappige Egestionsöffnung beweisen eine nahe Uebereinstimmung der „*Bathyascidia*“ oder „*Herdmania*“ mit den Gattungen *Ascidia* oder *Ascidiella,* zu denen sie vielleicht am besten zu zählen wäre, während Herdman allerdings die Meinung vertreten hatte, dass die linksseitige Darmlagerung bei seiner *Abyssascidia villosa* vielleicht nur eine individuelle Variation bedeute. Dass in der That solche individuelle Unterschiede vorkommen und daher die rechts- oder linksseitige Lage des Darmes nicht einmal immer den Werth eines Species-, geschweige denn Gattungsmerkmals hat, beweist *Chelyosoma productum*, bei dem nach Bancroft der Verdauungscanal links oder rechts gelegen sein kann.

Drüsen. In den schleifenförmigen Darmcanal münden bei sämmtlichen Ascidien Drüsen, deren physiologische Bedeutung allerdings bisher, zum Theil wenigstens, nur ganz ungenügend erforscht ist. Ueberall findet sich die darmumspinnende Drüse, die vom Pylorustheil des

Magens oder Anfangstheil des Mitteldarmes ausgeht und den Enddarm, gelegentlich auch den ganzen Verdauungstractus, unter dendritischen Verzweigungen umwächst. Sehr häufig kommt am Magen ein oft sehr umfangreiches Drüsenorgan zur Entwicklung, das als Leber bezeichnet wird, und ausserdem können durch Ausstülpungen des Darmschlauches an verschiedenen Stellen des Magens oder des Intestinums accessorische Drüsen unbekannter Bedeutung entstehen.

Eine sehr eigenthümliche Erscheinung, die an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben darf, ist die Rückbildung des Darmtractus. Es müssen zwei verschiedene Typen unterschieden werden, die ganz unabhängig von einander sich herausgebildet haben. Die bei gewissen Synascidien vorkommende periodische Rückbildung und Wiedererneuerung des Darmes, die sich auch experimentell ausführen lässt, hängt eng mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zusammen und kann daher erst später genauer behandelt werden. Ganz anders aber verhält es sich bei den niemals Knospen bildenden Styeliden. Es ist schon oben (p. 445) erwähnt worden, dass Sluiter auf Grund des Fehlens des Kiemendarms die Gattung *Styeloides* aufstellte, später aber als nicht verschieden von *Styela* wieder einzog. Den Vorgang der Ausstossung nicht nur des Kiemendarmes, sondern auch des gesammten Darmtractus, hat dann später Willey bei lebenden *Styela* (*Styeloides*) *eviscerans* verfolgen können. Regelmässig pflegen die gefangenen Thiere, auch wenn sie in frischem, reinem Wasser gehalten werden, unter lebhaften Contractionen der Leibesmuskulatur, zuerst den Darm und dann die Kieme durch die Egestionsöffnung hervorzustülpen und abzustossen, ohne daraufhin sofort zu Grunde zu gehen. Im Alter scheint dieser Vorgang auch im Freien gewöhnlich einzutreten, ohne dass besondere Störungen oder Reizungen das Thier treffen. Es erinnert dieses Verhalten der *Styela* in gewissem Sinne an die Gewohnheit mancher Holothurien, bei stärkeren Reizen, und namentlich bei der Behandlung mit Conservirungsflüssigkeiten, den Darm auszustülpen. Aehnliche Erscheinungen sind bei den in den europäischen Meeren vorkommenden Monascidien bisher nicht beobachtet worden, und ich möchte daher hier darauf aufmerksam machen, dass ich gelegentlich in den Aquarien der Zoologischen Station zu Triest Exemplare der *Phallusia mammillata* sah, bei denen ein allerdings nur kleiner Theil des Kiemendarms blasenförmig hervorgestülpt war.

1. Der Oesophagus.

Die Einmündungsstelle des Oesophagus in den Kiemendarm wird häufig als Mundöffnung (bouche oder bouche oesophagienne der französischen, mouth der englischen Autoren) bezeichnet. Es gründet sich diese Benennung auf die besonders von Cuvier vertretene Auffassung, dass der Kiemendarm kein Abschnitt des ursprünglichen Darmes sei, sondern den Kiemen und der Kiemenhöhle der Lamellibranchiaten entspreche, und

dass daher lediglich der verdauende Tractus des Ascidiendarmes dem gesammten Darm der Mollusken zu vergleichen sei. Lacaze-Duthiers, der noch jetzt Cuvier's Ansicht im Wesentlichen festhält, nennt daher mit vollem Bewusstsein den Eingang in den Oesophagus „Mundöffnung"; da aber in Wirklichkeit derartige Homologien nicht bestehen, ist es offenbar zweckmässiger, höchstens von einem Oesophagealmund (bouche oesophagienne) zu sprechen, wenn man nicht vorzieht, die eingangs dieses Abschnittes gewählte Bezeichnung (orifice oesophagien, oesophageal aperture) anzuwenden.

Als die normale Form der Oeffnung wird man die kreisähnliche oder länglichrunde bezeichnen dürfen. In den meisten Fällen aber erscheint der Rand mehr oder minder unregelmässig, kreuzförmig oder schlitzähnlich im Zusammenhang mit der Beschaffenheit einerseits der perioesophagealen Region der hinteren Kiemendarmwand (siehe oben p. 370 u. s. w.), andererseits des Oesophagusschlauches selbst.

Die Oesophaguswand wird von einem durchaus einschichtigen cubischen oder meistens cylindrischen Epithel gebildet, das auf seiner inneren Seite ein dichtes, starkes Flimmerkleid trägt. Häufig scheint jede Zelle nur eine stärkere Wimper oder Geissel zu besitzen, die mit verdicktem Ende im Zellkörper ruht.

Die Wand ist wohl nur in verhältnissmässig wenigen Fällen vollkommen glatt und im Durchschnitt, sowohl an der äusseren, wie inneren Seite, kreisförmig oder längs oval. Zumeist verlaufen an der Aussenseite flachere, zuweilen ansehnlich tiefe Rinnen und Furchen, die in das Lumen septenartig vorspringen können (siehe Fig. 9, Taf. XXI). In den meisten Fällen haben die Rinnen am Oesophagus einen schwach bogenförmigen Verlauf, selten sind sie von vorn bis hinten ganz gerade. Sie können sich über die ganze Länge des Oesophagus erstrecken (z. B. *Colella Thomsoni*) oder nur auf einen bestimmten Theil beschränkt sein; zuweilen sind sie an der einen Stelle beträchtlich tiefer als an der anderen. Bei manchen Cynthien und Styelinen tritt eine besonders tiefe Rinne auf, die von hohen, wulstartigen Rändern im Inneren überdeckt wird und als Oesophagealrinne zu bezeichnen ist. Von der bei denselben Formen vorkommenden Magenrinne ist sie wohl zu unterscheiden, denn zumeist liegen beide nicht in derselben Linie. Wo aber auch bei flüchtiger Betrachtung die eine die Fortsetzung der anderen zu sein scheint, sind in Wirklichkeit doch beide durch den ringförmigen Cardiawulst getrennt (*Styela armata*), und nur sehr selten (*Polycarpa varians*) setzt sich die Oesophagealrinne direct in den Magen fort (Lacaze-Duthiers und Delage).

Die Gestalt des Oesophagus erweist sich überaus variabel; sie ist selbst bei nahe Verwandten erheblich verschieden und zeigt sogar nicht unbedeutende individuelle Unterschiede. Als normal typisch kann die Trichterform gelten; das erweiterte Ende öffnet sich zumeist in den Kiemendarm, das verjüngte in den Magen, in den es sich oft tief einsenkt; selten ist das hintere Ende breiter als das vordere (zuweilen bei *Styelopsis*).

Da, wo die Darmschleife sich geradeaus nach hinten zu erstreckt, ist auch der Oesophagus ziemlich gerade; zumeist aber ist er mehr oder minder stark gekrümmt, entweder einfach bogenförmig, die concave Seite ventral zu gerichtet, oder in schwacher Spirale gedreht. Das letztere Verhalten ist häufig an der Art des Verlaufs der äusseren Längsrinnen leicht festzustellen. Manchmal ist der Trichter überdies quer gerunzelt oder selbst undeutlich quer oder schräg gefaltet.

Zuweilen sind das vordere und hintere Ende des Oesophagus von annähernd gleicher Dicke, weil die trichterförmige Erweiterung sich nicht entwickelt. Der Oesophagus stellt dann einen kürzeren oder längeren Schlauch dar, der meistens ziemlich gerade, zuweilen aber auch, und zwar in der Regel nur dann, wenn er eine ansehnlichere Länge besitzt, geschlängelt verläuft. Die Windungen des Oesophagealschlauches treten in verschiedener Zahl und Grösse auf. Bei *Distoma rhodopyge* Sluiter z. B. findet sich an dem enorm verlängerten Oesophagus dicht hinter dem Kiemendarm nur eine grosse, bruchsackartig vorspringende Hervorwölbung, bei *Psammaplidium obesum* sind zwei kleinere vorhanden, bei *Ps. pantherinum* ist eine complicirtere Schlangenlinie nachweisbar (Fig. 6, Taf. XXI). Allerdings darf hier nicht übersehen werden, dass bei starken Contractionen der Leibesmuskulatur alle schlauchartigen Abschnitte des Darmes sich in Falten legen, und es ist daher in den meisten Fällen nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Angaben früherer Autoren sich nur auf derartige vorübergehende Erscheinungen beziehen oder auf persistirende, den betreffenden Arten eigenthümliche Einrichtungen zu schliessen erlauben.

Sehr wechselnd erweist sich die Länge des Oesophagus bei den verschiedenen Arten und Gattungen; jedenfalls zeigt kein anderer Darmabschnitt gleich bedeutende Grössenschwankungen. Selten ist der Oesophagus so kurz und von so geringen Dimensionen, dass er zwischen dem Magen und dem Kiemendarm kaum noch als ein besonderer Abschnitt erkannt werden kann (z. B. *Styela natalensis*, Fig. 4, Taf. XXI; *Amaroucium astracoides* Sluiter). Am zahlreichsten sind die Fälle, in denen er ungefähr die Länge des Magens besitzt, diesen entweder übertreffend, oder nicht ganz erreichend. Bei manchen Synascidien erlangt aber der Oesophagus eine ganz abnorm bedeutende Grösse (die meisten *Distoma*, *Didemnoides macroophorum*); er allein kann zuweilen den ganzen absteigenden Ast der Darmschleife bilden, ja sogar sich umkrümmen und den Beginn des aufsteigenden Schenkels darstellen, so dass er zum längsten Abschnitt im ganzen Darm heranwächst und selbst den Kiemendarm um das 6—7fache der Länge übertrifft (*Distoma rhodopyge*).

2. Der Magen.

Form und Gliederung. Wie schon am Eingang dieses Kapitels erwähnt worden ist (p. 447), tritt mehrfach bei Cynthien und Molguliden der Magen als ein besonderer Abschnitt des Verdauungstractus äusser-

lich überhaupt nicht hervor, oder er zeigt sich höchstens als eine unbedeutende Erweiterung des Darmschlauches, die einerseits gegen den Oesophagus zu, andererseits gegen das Intestinum hin ganz allmählich sich verliert, so dass scharfe Grenzen nicht bestehen. Da, wo er als ein scharf gesonderter Theil nachweisbar ist, erscheint er entweder ballonartig aufgetrieben (siehe Textfigur 110 *A*) oder cylindrisch, sackartig erweitert (Textfigur 110 *B* u. *C*). Oft ist der Magensack schlauchartig längsgestreckt, oft nur kurz und gedrungen, und indem er mehr oder minder unregelmässig sich gestaltet, wird sein Formreichthum ausserordentlich gross. Auf Tafel XXI sind eine Anzahl verschiedener Typen zu sehen und ohne jede weitere Erklärung verständlich.

Am Magen sind drei Regionen zu unterscheiden: der weitaus umfangreichste mittlere Theil und die beiden Endabschnitte, der Cardia- und der Pylorustheil. Die beiden letzteren haben lediglich als Verbindungsstücke zum Oesophagus und Mitteldarm Bedeutung und gehen zumeist so allmählich in den mittleren über, dass scharfe Grenzen überhaupt nicht festzustellen sind. Da, wo der Oesophagus in den Magen sich einsenkt, erscheint auch die vordere Magenwand kraterartig eingestülpt, um sich am Kratergrund mit dem Oesophagus zu verbinden. Diesen eingestülpten Theil wird man als Cardia zu betrachten haben; die besondere histologische Differenzirung und Faltung des Mittelabschnittes findet sich in ihm noch gar nicht oder erst in schwacher Andeutung. Häufig verläuft am vordersten Magenende eine tief in das Lumen vorspringende Ringfalte, der Cardiawulst, der eine scharfe Abgrenzung zwischen Oesophagus und Magen ermöglicht (siehe Textfigur 111 *A* u. *B*) und ein Hinübergreifen der Falten und Furchen der einen Region auf die andere verhindert. Da, wo der Cardiawulst fehlt, sind beide Darmtheile gewöhnlich weniger deutlich gesondert (Textfigur 111 *C*).

Aehnlich wie die Pars cardiaca ist auch die pylorica zuweilen nach beiden Seiten hin ziemlich scharf abgegrenzt, wenn sie sich trichterförmig einsenkt und den Anfang des Mitteldarms umgreift. Wo Magen und Mitteldarm ganz allmählich in einander übergehen oder nur durch eine einfache, ganz flache, ringförmige Einschnürung abgegrenzt sind, ist der Pylorustheil des Magens nicht scharf gesondert. So wie im Cardiatheil tritt oft auch in der Pars pylorica eine in das Lumen mehr oder minder weit vorspringende Ringfalte auf, die als Pyloruswulst zu bezeichnen ist und an der Innenseite des Magens eine scharfe Grenzlinie bildet, bis zu der die Magenfalten reichen (Textfigur 111 *B*). Manchmal ist der Pyloruswulst nicht vollkommen geschlossen, so dass gewisse Furchen vom Magen in das Intestinum sich fortsetzen können.

Histologie. Die Magenwand ist an allen Stellen ein einschichtiges, zumeist aus hohen Cylinderzellen zusammengesetztes Epithel, dessen histologische Details noch nicht genügend eingehend untersucht sind. An gewissen Stellen beobachtet man Flimmerzellen, die so wie

im Oesophagus die Fortbewegung der Nahrung vornehmlich zu besorgen haben. Von der grössten Bedeutung sind aber Drüsenzellen (bei *Ciona* beschreibt Roule grosse Becherzellen), die die verdauenden Secrete absondern müssen, da fast ausschliesslich im Magen die Bereitung einer Art Speisebrei und zum Theil auch die Resorption der Nahrung vor sich zu gehen scheint. Jedenfalls hat, wie schon die früheren Autoren betont haben, der Magenabschnitt zumeist die Leistungen zu erfüllen, die sonst Magen, resp. die in ihn mündenden Drüsen und Leber zusammengenommen ausführen. Da, wo der Magen ganz glattwandig ist, lassen sich bestimmt differenzirte Regionen, die verschiedene Functionen ausüben könnten, in der Regel nicht unterscheiden, vielmehr erscheint die Magenwand histologisch gleichartig beschaffen.

Als eine histologische Merkwürdigkeit muss hier erwähnt werden, dass N. Wagner (1885) im Magen der *Cynthia echinata* stärkehaltige Zellen beschrieben hat. Da aber diese Elemente hauptsächlich in den Leberlappen sitzen, sollen sie erst weiter unten (p. 473) genauer behandelt werden.

Magenfalten. So wie der Oesophagus ist aber auch die Magenwand nur selten (häufiger bei manchen Ascidiiden und Synascidien) vollkommen glatt und faltenlos. Bei der Conservirung in Alkohol pflegt überdies der Magen sehr häufig sich in mehr oder minder regelmässige, oft tief einschneidende Furchen und Runzeln zu legen, die von den im lebenden, ausgestreckten Thier vorhandenen Faltungen nicht immer leicht sich unterscheiden lassen. In der Litteratur finden sich mehrfach Angaben, dass bei gewissen Arten der Magen nur innen gefaltet, aussen aber vollkommen glatt sei (z. B. bei vielen Cynthinen, *Polycarpa, Leptoclinum*). Die Möglichkeit eines solchen Verhaltens ist natürlich vorhanden, allein soweit meine Untersuchungen reichen, fand ich doch stets das gesammte Magenepithel gefaltet, und wenn die Aussenseite glatt erschien, so lag das daran, dass entweder die äusseren Faltenränder dicht an einander lagen oder das umgebende Mesenchymgewebe die Zwischenräume dicht erfüllte. Querschnitte liessen über die wahren Verhältnisse niemals einen Zweifel bestehen.

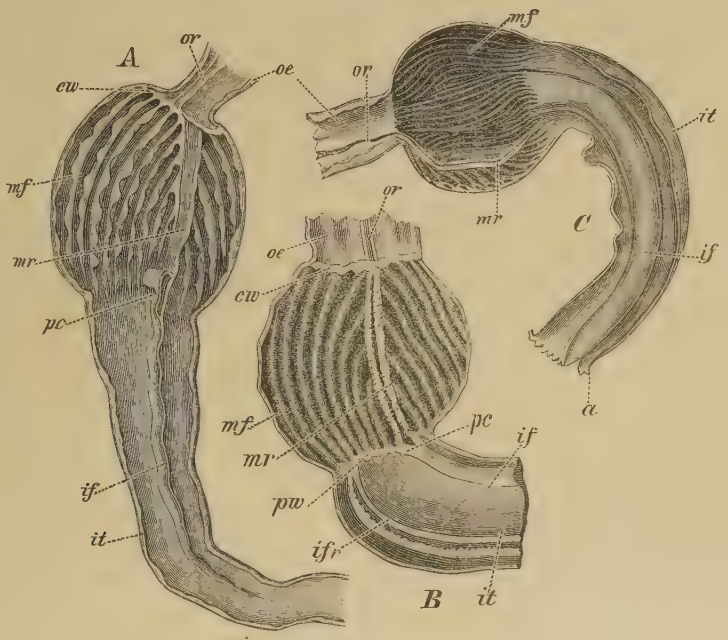
Oft treten die Faltungen ziemlich unregelmässig auf und erstrecken sich nur über kürzere Strecken der Magenwand; sie sind dann auch wohl stets nur wenig tief und können am besten als Runzelungen bezeichnet werden. Die Runzeln verlaufen entweder ganz unregelmässig oder vorwiegend in der Längsrichtung des Magens, mehr oder minder schräg oder auch quer, ziemlich genau transversal.

Von grösserer Bedeutung sind die in regelmässiger Weise parallel und längs verlaufenden, tief nach innen vorspringenden Faltungen, die vielfach bei einfachen und zusammengesetzten Ascidien, in besonderer Vollkommenheit bei Styelinen*), Botrylliden, Polystyeliden, vielen Poly-

*) Bei den Cynthiinen kommen ebenfalls im Inneren des Magens Längsfalten vor, doch sollen diese nach Lacaze-Duthiers und Delage keine beständigen Organe sein, sondern bei der Ausdehnung der Magenwand verschwinden.

cliniden, zur Entwickelung gelangen. Sehr häufig erstrecken sich die Falten nicht ganz genau in der Längsrichtung des Magens, sondern sie verlaufen ein wenig schräg, so dass sie schwach ausgeprägte Spirallinien bilden. Dabei kommt es vor, dass nicht alle Falten von gleicher Länge sind und den ganzen Magen durchsetzen, sondern es finden sich zwischen den längeren auch einzelne kürzere, die auf die Rand- oder Mittelpartie

Fig. 111.



Magen und die benachbarten Darmtheile einiger Styelinen von innen gesehen. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) *A* von *Styela variabilis*. $^{7}/_{1}$. *B* von *Styela armata*. $^{5}/_{1}$. *C* von *Polycarpa varians* circa $^{2}/_{1}$. Die betreffenden Darmabschnitte wurden der Länge nach aufgeschnitten und horizontal ausgebreitet.

a = Anus; *cw* = Cardiawulst, Oesophagus und Magen scheidend; *if* = Intestinalfalte; *ifr* = Intestinalfurche; *it* = Intestinum (Mittel- und Enddarm); *mf* = Magenfalten (Leberfalten); *mr* = Magenrinne; *oe* = Oesophagus; *or* = Oesophagealrinne; *pc* = Blindsack am Pylorus (Pyloruscoecum); *pw* = Pyloruswulst, Magen und Mitteldarm, resp. Intestinum scheidend.

der Magenwand beschränkt sind. Zwischen solchen Falten, die besonders tief in das Magenlumen hineinragen, können hin und wieder seichtere auftreten, die kaum die halbe Höhe jener besitzen, und auf den Querschnitten durch den Magen erscheint dann ein solcher von zwei tiefen Falten begrenzter Zwischenraum wie eine an der Spitze gegabelte Ausstülpung der Magenwand (z. B. einige *Cynthia*). Der Innenrand der Falten ist meist glatt und gerade, seltener erscheint er in regelmässigen wellenförmigen Erhebungen und Vertiefungen, gelappt, oder ähnlich wie eine undulirende Membran (siehe Textfigur 111 *A*).

Da, wo die Magenfalten besonders tief sind und wo überdies Oesophagus und auch Mitteldarm sich in der oben beschriebenen Weise in den Magen einsenken, tritt nothwendiger Weise an beiden Faltenenden ein eigenartiges Verhalten in Erscheinung. Häufiger ist es allerdings nur am Cardiatheil des Magens zu beobachten, viel seltener auch am Pylorusabschnitt. Die einzelnen Falten setzen sich an diesen Stellen in kurze Blindsäcke fort, die namentlich das hintere Oesophagusende in regelmässiger Weise kreisförmig umgeben (Fig. 14, Taf. XXI), während sie in der ganzen Mittelregion des Magens mit weiten Mündungen in den centralen Gastralraum sich öffnen (Fig. 16, Taf. XXI) und hier auf den Durchschnitten ähnliche Bilder darbieten, wie sie die Taeniolen tragenden Scyphopolypen aufweisen.

Die Zahl der Längsfalten ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden; für eine bestimmte Art scheint sie nur dann charakteristisch zu sein, wenn verhältnissmässig wenige Faltungen am Magen auftreten, sind sie zahlreicher, so finden sich individuelle Variationen. Doch darf nicht unbeachtet bleiben, dass es stets ziemlich schwierig ist, die Falten, namentlich wenn sie zahlreich sind, genau zu zählen, und dass schon aus diesem Grunde die Zahlenangaben der Autoren nicht immer ganz bestimmt lauten. Nur 4 Magenfalten finden sich bei *Aplidium tremulum*, *A. lobatum*, 4—6 bei *Aplidium griseum*, *A. gibbulosum*. Ungefähr 6 Falten hat *Psammaplidium solidum* Herdman, und auch bei vielen Botrylliden finden sich nur wenig mehr, etwa 8—10 (siehe Fig. 14, Taf. XXI); doch sind so geringe Zahlen im Allgemeinen nur selten. 12 Magenfalten haben *Amaroucium simplex*, *Abyssascidia Wyvillii* u. s. w., circa 14 *Distoma nitidum*, 18—20 *Fragaroides aurantiacum*, ungefähr 30 *Dendrodoa lincata* und *D. Kükenthali*, 40 und mehr manche grossen Styelinen, circa 50 *Rhopalaea neapolitana*.

Selten erweist sich der Magen in mehr oder minder regelmässiger Weise nicht längs-, sondern quergefaltet (die Gattung *Atopogaster*). Ich glaube nicht, dass es sich hierbei um eine Verschiebung ursprünglicher Längsfalten handelt, die zunächst, wie es mehrfach vorkommt, einen schrägen, dann auch einen transversalen Verlauf genommen hätten, sondern nehme an, dass die eigenartige Faltung innerhalb dieser Gattung an einem ursprünglich glatten Magen sich vollzogen hat. Die verschiedenen Arten zeigen uns daher auch die Querfalten in verschiedener Vollkommenheit. Bei *Atopogaster gigantea* ist der Magen nur wenig quergefaltet und, wie es scheint, bei manchen Individuen noch ganz glatt (Herdman); bei *At. elongata* ist er unregelmässig quergefurcht, bei *At. aurantiaca* und *At. informis* besitzt er eine Reihe scharf abgegrenzter tiefer Rinnen und Falten.

Die physiologische Bedeutung dieser Faltungen liegt auf der Hand: es handelt sich um die Erzielung einer möglichst grossen resorbirenden resp. secernirenden Oberfläche. Zunächst scheint damit eine verschiedene histologische Differenzirung der freien und basalen Falten-

theile nicht verbunden zu sein, denn Maurice fand bei *Fragaroides* noch überall die Wand ganz gleichartig, und das Gleiche habe ich bei anderen Polycliniden und auch einigen Botrylliden gesehen. Die verschiedenen Functionen werden also gleichmässig von der ganzen Magenwand ausgeführt und sind nicht auf verschiedene Regionen vertheilt. Manche Cynthien scheinen sich ähnlich zu verhalten, während bei den Styelinen nach Lacaze-Duthiers und Delage, bei *Diazona* und *Rhopalaca* nach Lahille Drüsenzellen besonders an den Falten auftreten, so dass diese die Stelle der Leber vertreten. Diese Magenfalten sind daher zuweilen auch als Leberfalten bezeichnet worden. Dass die Faltenkämme mitunter durch eine besondere histologische Differenzirung sich auszeichnen, habe ich auch bei *Botryllus* angetroffen. Merkwürdiger Weise verhielten sich aber in dieser Beziehung nicht alle Falten gleichartig, und selbst im Bereiche einer Falte zeigten sich an verschiedenen Stellen vorn und hinten Verschiedenheiten. Im Gegensatz zu Lacaze-Duthiers fand ich aber die Drüsenzellen namentlich am Faltengrund entwickelt, während am freien Rande Flimmerzellen sassen, die für die Fortführung der halb verdauten Nahrung zu sorgen haben (siehe Fig. 17, Taf. XXI).

Magenrinne. Verschieden von diesen Magenfalten ist die Magenrinne, die in ihrer typischen Gestalt besonders bei Styelinen und Polystyeliden entwickelt ist, aber auch gewissen Polycliniden (*Morchellium, Morchelloides*, besonders *Amaroucium conicum*) und Distomiden (*Distoma crystallinum*) nicht fehlt. Natürlich handelt es sich in den verschiedenen Familien um selbstständig aufgetretene Erwerbungen. Das Organ stellt eine gerade verlaufende kammförmige Ausstülpung der Magenwand dar, so dass im Inneren eine tiefe Rinne gebildet erscheint, die von zwei Längswülsten begrenzt wird. An diese setzen sich gewöhnlich die Magenfalten unter spitzen Winkeln an. Die inneren Ränder und der Boden der Rinne sind entweder glatt oder quergefurcht. Nach vorn zu ist die Rinne in den meisten Fällen durch den Cardiawulst abgeschlossen, nur selten setzt sie sich, worauf bereits oben (p. 453) hingewiesen wurde, direct in die Oesophagealrinne fort (*Styela gyrosa*, *Polycarpa varians*). Hinten führt sie in der Regel in den am Pylorus sich entwickelnden Blindsack hinein (vgl. die Textfiguren 111 *A*, *B*, *C*).

Auch bei den Molguliden kommt vielfach eine Magenrinne vor. Bei manchen Arten, bei denen ein scharf abgesetzter Magenabschnitt fehlt und die Darmschleife die oben erwähnte einfache Gestalt zeigt, erstreckt sich die Rinne über eine grosse Strecke des absteigenden Darmastes. Sie kann nach vorn zu bis zum Kiemendarm reichen, also die Oesophagealregion durchsetzen, ohne hier im Gegensatz zum hinteren Abschnitt als Oesophagealrinne besonders kenntlich zu sein. Ihr Vorderende setzt sich zuweilen (*Ctenicella rugosa*, *Stomatropa villosa*) direct in das Retropharyngealband und den Endostyl fort (Pizon).

Wo am Magen Leberlappen und Lebercoeca vorkommen, entspringen sie (im Gegensatz zum Pyloruscoecum) links und rechts, aber niemals

direct von der Magenrinne. Nach Pizon würde diese letztere eine ähnliche Function als Schleimdrüse haben, wie im Kiemendarm der Endostyl.

Pylorusblindsack. Eine blindsackartige Ausstülpung am Pylorustheil des Magens, das Pyloruscoecum (coecum pylorique der französischen Autoren), ist besonders bei Styelinen, Botrylliden (siehe Fig. 20, Taf. XXI), Polystyeliden entwickelt. Sie wurde bereits von Savigny (1816) genau erkannt und bildet sich stets an der dem Intestinum zugekehrten Wand, zumeist am Hinterende der Magenrinne. In der Regel bleibt sie klein und erreicht nur selten (*Styelopsis grossularia*, manche *Botrylliden*) eine bedeutendere Länge, die etwa ein Drittel der Dicke des Magens, bei *Sarcobotrylloides purpureum* weit über die Hälfte, betragen kann. Aber auch die grösseren Coeca entziehen sich leicht der Beobachtung, und das möchte es vielleicht erklären, dass diese Blindsäckchen bei zahlreichen Species solcher Gattungen, bei denen sie normaler Weise vorkommen, bisher nicht aufgefunden wurden. Die meisten Autoren erwähnen diese Gebilde überhaupt nicht besonders, und es wird daher nur dann auf ihr Nichtvorkommen zu schliessen sein, wenn sich die ausdrückliche Angabe findet, dass sie nicht nachgewiesen werden konnten. So soll das Coecum bei *Botrylloides gregalis* (Sluiter), *Sarcobotrylloides pannosum* (Herdman) und mehreren Styeliden gänzlich fehlen. Zuweilen (*Sarcobotrylloides anceps* Herd., *Botrylloides rubrum*) finden sich zwei Pyloruscoeca dicht neben einander vor.

Bilden die Coeca nur kleine, unscheinbare Aussackungen, so sind sie geradegestreckt und erheben sich annähernd senkrecht über der Oberfläche des Magens; erlangen sie eine bedeutende Länge, so sind sie hornförmig und selbst spiralig gekrümmt. Stets mündet in sie die darmumspinnende Drüse ein und zwar meistens nahe an ihrer Basis, wohl niemals am Blindende der Ausstülpung. Wo zwei Coeca auftreten, öffnet sich die Drüse in das vordere.

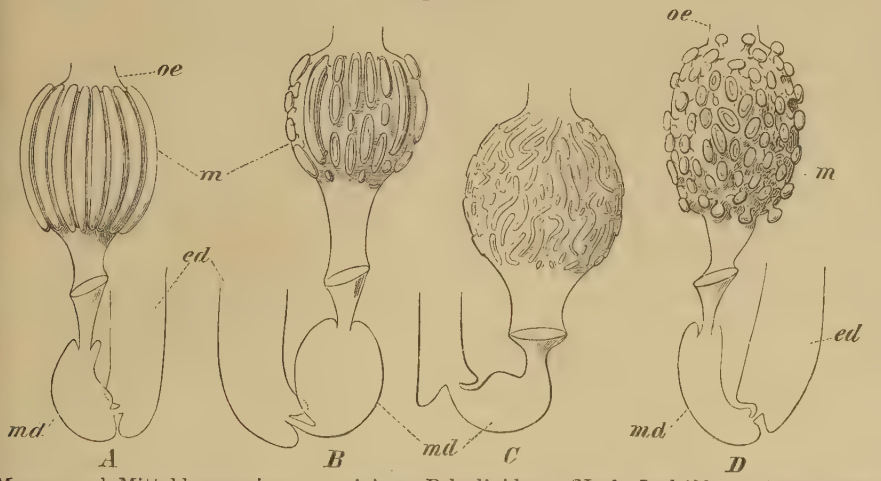
So wie die Magenwand ist auch das Coecum von einem durchaus einschichtigen Epithel gebildet (Fig. 12, Taf. XXI). Seine histologische Beschaffenheit scheint von der des Magens kaum verschieden zu sein, nur dürfte die Wandung zumeist etwas dünner sein. Eine besondere Art Drüsenzellen vermochte ich bei Botrylliden im Blindsack nicht nachzuweisen.

Die histologische Structur der Wandungen klärt die physiologische Bedeutung der Pyloruscoeca nicht in genügender Weise auf; jedenfalls erlaubt sie nicht, dem Blindsack eine ganz besondere und eigenartige Function zuzuschreiben, vielmehr deutet sie darauf hin, dass durch die Ausbildung des Blindsackes lediglich eine Flächenvergrösserung erzielt wird. Mehrfach hat man allerdings den Divertikel als Leberlappen bezeichnet, und namentlich bei den Styeliden mit der echten Leber der Cynthien homologisirt. Indessen rechtfertigt der histologische Bau der Wandung diese Auffassung nur bis zu einem gewissen Grade, und über-

dies ist das Coecum zu wenig umfangreich, um für sich allein die Function einer Leber vollständig ausüben zu können.

Magencoeca. In den eben behandelten Fällen besteht das Pyloruscoecum neben typischen Magenfaltungen; bei zahlreichen anderen Arten, besonders in der Familie der Polycliniden, finden sich dagegen sehr zahlreiche, über die ganze Magenoberfläche zumeist ganz unregelmässig vertheilte Blindsäckchen, die die Stelle von den Längsfalten der nächst Verwandten vertreten. Die Blindsäcke sind ent-

Fig. 112.



Magen und Mitteldarmregion von einigen Polycliniden. (Nach Lahille.) *A* von *Amaroucium Nordmani* Milne Edw.; *B* von *Fragarium areolatum* D. Ch.; *C* von *Amaroucium proliferum* M.-Edw.; *D* von *Morchellium argus* M.-Edw.
ed = Enddarm; *m* = Magen; *md* = Mitteldarm; *oe* = Oesophagus.

weder zapfenförmig oder halbkugelähnlich, oder endlich keulen- und kolbenförmig, gestielt. Der Magen erhält dadurch ein maulbeer- oder morchelförmiges, zuweilen ein fast blumenkohlähnliches Aussehen. Die französischen Autoren bezeichnen ihn „estomac aréolé", die englischen „areolated stomach" (siehe Textfigur 112 *D*). Da jeder Blindsack eine Ausstülpung der Magenwand darstellt, handelt es sich auch hierbei um eine Flächenvergrösserung des Magenepithels, mit der, ähnlich wie bei der Faltenbildung, eine dichtere Ansammlung der Drüsenzellen in den Blindsäcken verbunden sein kann.

Diese eigenthümliche Magenform lässt sich unschwer von einem normal längsgefalteten Stadium, wie es oben beschrieben wurde, ableiten (Textfigur 112 *A*), und die vergleichend anatomische Betrachtung lehrt uns die Zwischenstadien*) bei bestimmten Species kennen. Bei *Fragarium*

*) Nach den letzten Angaben von Hartmeyer (1899) möchte es fast so scheinen, als ob unter den Monascidien bei *Chelyosoma Macleayanum* ebenfalls ein derartiges Uebergangsstadium vorhanden wäre. Während namentlich im unteren Magentheil Längsfalten vorhanden sind, sollen an anderen Stellen wulstförmige oder auch buckelartige Erhebungen vorkommen, die vom Magenlumen unvollständig abgeschlossene Kammern umschliessen.

areolatum (Textfigur 112 *B*) sieht man deutlich, wie die Auflösung der meisten Falten in einzelne, meist längsgestreckte Blindsäcke erfolgt, und *Amaroucium proliferum* (Textfigur 112 *C*) zeigt ebenfalls die Auflösung schmaler, mehr oder minder schräg verlaufender langer Faltungen in einzelne Abschnitte. Lahille hat diese letzteren Magenformen, bei denen niemals kleine gestielte Blindsäckchen, sondern zumeist längsgestreckte vorkommen, zutreffend als „estomac pseudo-aréolé" bezeichnet.

Nach dieser Darstellung der Genese des maulbeerförmigen Magens wird man die Zahl und Vertheilung der Ausstülpungen mit den ursprünglichen Längsfalten in Zusammenhang bringen dürfen. Wo diese letzteren zahlreich waren und dicht neben einander standen, wird sich das Gleiche bei den Blindsäckchen wiederholen; wo nur wenige Falten vorhanden waren, werden nur verhältnissmässig wenige Coeca auftreten, und es wird daher der Magen wie mit einigen grossen Warzen oder unregelmässigen Verdickungen behaftet erscheinen (*Amaroucium astraeoides* Sluit. *Am. Blochmanni* Heiden).

Individuelle Variationen. Dass der maulbeerartige, mit Blindsäcken besetzte Magen phylogenetisch, und in manchen Fällen wahrscheinlich auch jetzt noch ontogenetisch, aus einem längsgefalteten hervorgegangen ist, macht es erklärlich, dass beide Magenformen zuweilen als individuelle Variationen bei verschiedenen Individuen einer Art vorzukommen scheinen. So berichten Giard, Lahille und Herdman, dass bei *Circinalium concrescens* der Magen längsgefaltet ist, während Drasche ausdrücklich hervorhebt: „den Magen dieser Thiere fand ich stets maulbeerförmig und nicht, wie Giard . . . . angiebt, gefaltet". Allerdings scheinen, nach Drasche's Abbildung zu urtheilen, die einzelnen Blindsäcke genau in Längsreihen zu stehen.

Uebrigens kommen noch andere individuelle Verschiedenheiten der Magenformen vor. So kann z. B. der Magen bei den verschiedenen Individuen einer Species entweder spitzoval oder nahezu cubisch geformt sein (*Didemnum Savignyi* Herdman), oder er variirt noch auffallender und ist entweder glatt oder warzig und flach gewulstet (*Amaroucium Blochmanni* Heiden). Bei *Atopogaster gigantea* ist der Magen glatt oder in unregelmässiger Weise quergefaltet.

Trotz dieser individuellen Variationen pflegt man der Gestalt des Magens eine hohe systematische Bedeutung beizumessen, wenigstens so weit es sich um die Species handelt. Ich muss aber doch einiges Bedenken tragen, die zahlreichen Arten, die, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch vornehmlich auf Grund einer eigenartigen Form des Magens oder einer anderen Besonderheit des Darmcanales aufgestellt worden sind, ohne Weiteres als gute Species anzuerkennen. Mit Recht wird daher bei den Gattungsdiagnosen auf die Form des Magens im Allgemeinen nur ein untergeordneter Werth gelegt, und mehrfach vereinigt man Species mit glatten und deutlich längsgefalteten Magenwänden in einem Genus,

so z. B. *Psammaplidium*, *Polyclinum* (*P. meridianum* mit glattem Magen), *Distoma*, *Leptoclinum*.

Die Längsfalten des Magens sind in verschiedenen Gruppen der einfachen und zusammengesetzten Ascidien selbstständig und unabhängig von einander aufgetreten, um dem Bedürfniss nach Flächenvergrösserung der Magenwand zu genügen. Ebenso scheint bei mehreren Gattungen der Synascidien in selbstständiger Weise wieder eine Auflösung der Längsfalten in allmählich regellos über die ganze Magenoberfläche sich vertheilende Coeca erfolgt zu sein. Damit wäre bewiesen, dass eine Uebereinstimmung in der Beschaffenheit des Magens durchaus nicht immer auf die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen der betreffenden Arten hindeutet, sondern sich auch aus dem Princip der convergenten Züchtung erklären kann.

3. Der Mitteldarm.

Der Mitteldarm ist vielleicht der variabelste Abschnitt des ganzen Darmcanals. Es ist schon oben erwähnt worden, dass er sehr häufig, zumal bei den Monascidien, als ein gesondertes Gebilde überhaupt nicht nachweisbar ist, dass das ganze auf den Magen folgende Darmrohr einheitlich erscheint und als Intestinum zu bezeichnen ist. Häufig wird man aber auch in einem solchen Intestinum eine gewisse Region, wenngleich sie auch nicht scharf abzugrenzen ist, mit dem Mitteldarm vergleichen und vielleicht auch so bezeichnen dürfen, und zwar entweder den an den Magen sich ansetzenden, noch in den Bereich des absteigenden Schenkels fallenden Theil des Intestinums (siehe Fig. 6, Taf. XXI) oder die beide Schenkel verbindende Krümmungsstelle (Fig. 4 u. 8, Taf. XXI). Oft aber fehlt jeder Anhaltspunct dafür, wie weit der Mitteldarm reichen könnte (Fig. 5, Taf. XXI).

Während in diesen Fällen der Mitteldarm deutlich die Tendenz zeigt, als ein selbstständiger Darmabschnitt zu verschwinden, ist in anderen seine Neigung zu einer reicheren Gliederung unverkennbar. Stellt er nur einen einheitlichen, gegen Magen und Enddarm zu scharf gesonderten Abschnitt dar, so ist dieser in der Regel mehr oder minder schlauchähnlich gestaltet (Textfigur 110*A*, p. 448), zuweilen auch zu einer unregelmässig geformten Blase aufgebläht. Da, wo er sich in zwei Theile gesondert hat, können diese sich in sehr verschiedener Weise differenziren. Zuweilen sind, so wie fast immer auf frühen Entwicklungsstadien, beide Abschnitte ziemlich ähnlich gestaltet, nur der eine oder andere ein wenig länger oder kürzer (Textfigur 110*B*). Häufig erscheint der vordere Theil nur wie ein kurzer röhren- oder trichterförmiger Anhang am Magen, während der hintere zu einem umfangreicheren, sehr mannigfaltig gestalteten Sack auswächst; doch kann der erstere auch schlauchartig längsgestreckt sein (*Fragaroides aurantiacum*). Bei manchen Ascidien gliedert sich der vordere Abschnitt selbst wieder in zwei mehr oder minder scharf

getrennte Theile, so dass drei Regionen des Mitteldarms zu unterscheiden sind (siehe Textfigur 112).

Die beiden Hauptabschnitte des Mitteldarms wurden bereits von Savigny bei mehreren Synascidien gesehen und später genauer von Milne-Edwards untersucht. Den vorderen bezeichnete er als Duodenum, den hinteren als Chylusdarm (ventricule chilifique) und verglich ihn mit dem gleichbenannten Organ der Insecten. Doch besteht eine solche Uebereinstimmung nicht, weder in morphologischer noch in physiologischer Beziehung. Andere Autoren haben den Mitteldarm oder doch wenigstens seinen Vordertheil als Nachmagen (post-estomac) bezeichnet. So stellt Lahille's „post-estomac", der zuweilen aus zwei Portionen besteht, den vorderen Hauptabschnitt des Mitteldarms dar, und nur der hintere, der ungegliedert bleibt, wird von diesem Forscher „intestin moyen" genannt.

Häufiger als im Oesophagus und Magen bleibt die Wandung im Mitteldarm straff ausgespannt, glatt und ohne Faltungen. Doch fehlen solche durchaus nicht gänzlich, und neben seichteren, unregelmässig verlaufenden Runzelungen aller Art treten regelmässige tiefe Längsfalten auf. Diese Längsfalten können auf die Mitteldarmregion beschränkt sein (*Polycarpa pilella*), oder sie beginnen bereits im Magen und setzen sich sogar weit in den Enddarm fort, diesen zuweilen bis nahe zum Anus durchsetzend (*Chelyosoma Maclcayanum*, siehe auch Textfigur 111). Auch tief einschneidende, transversal verlaufende, ringähnliche Furchen kommen zuweilen zur Ausbildung (*Heterotrema Sarasinorum*).

Die Art und Weise, wie der Mitteldarm sich mit dem Magen und Hinterdarm verbindet, zeigen erhebliche Unterschiede. Wie bereits oben bemerkt wurde (p. 455), kann er sich, so wie es der Oesophagus in den Cardiaabschnitt thut, gelegentlich ganz in den Pylorustheil einsenken, um von diesem trichterförmig umgeben zu werden. Dann ist die Pylorusöffnung nur sehr eng. Zuweilen aber, und das ist stets da der Fall, wo Magen und Mitteldarm ohne scharfe Grenze in einander übergehen, ist der Pylorus annähernd so weit wie das Mitteldarmlumen selbst. Die gleichen Unterschiede begegnet man an der Uebergangsstelle von Mittel- und Enddarm. Während bei den Monascidien beide Stücke ganz allmählich in einander übergehen, bohrt sich bei sehr zahlreichen Synascidien das sich rasch verjüngende hintere Mitteldarmende in den erweiterten Anfangstheil des Enddarmes ein und wird von diesem kragenartig umfasst (Fig. 13, Taf. XXI). Es besteht dann nur eine feine Oeffnung zwischen diesen beiden Darmabschnitten, die aber erweiterungsfähig ist, um den Durchtritt der in Bildung begriffenen Kothballen zu gestatten.

In histologischer Beziehung gleicht die Mitteldarmwand in hohem Maasse der des Oesophagus. Sie wird von einem durchaus einschichtigen Cylinderepithel gebildet, das in der Regel etwas niedriger ist als im vordersten Darmtheil, und das bewimpert erscheint. Allerdings lassen sich die Flimmern nicht immer an allen Stellen mit gleicher Deut-

Erklärung von Tafel XXI.

Ascidien.

Fig.

1—3. Halbschematische Darstellung des Verlaufes der Darmschlinge bei verschiedenen Molguliden.
l = Leber.

4. Darmtractus von *Styela (Polycarpa) natalensis* Sluiter. (Nach Sluiter.)

5. Halbschematische Darstellung des Darmcanals von *Ascidia mentula*.
lg = Längsgefässe; *qg* = Quergefässe des Kiemendarms.

6. Darmcanal von *Psammaplidium pantherinum*. (Nach Sluiter.)
ed = Enddarm.

7. Darmcanal von *Ascidia canaliculata* Herd. (Nach Sluiter.)
bl = Blasenförmige Erweiterung des Intestinums.

8. Darmcanal von *Culeolus perlucidus* Herd. (Nach Herdman.)

9. Querschnitt durch den Oesophagus von *Botryllus violaceus*. $\frac{267}{1}$.

10. Längsschnitt durch den Enddarm mit darmumspinnender Drüse von *Botryllus violaceus*. $\frac{267}{1}$.
ep = Epithel des Peribranchialraums.

11. Querschnitt durch den Anfangstheil des Intestinums von *Botryllus violaceus*. $\frac{144}{1}$.

12. Querschnitt durch das Pyloruscoecum *(pc)* und den Ausführungscanal der darmumspinnenden Drüse von *Botryllus violaceus*. $\frac{400}{1}$.

13. Darmtractus von *Perophora Listeri* von der linken Seite gesehen. $\frac{35}{1}$.
ed = Enddarm.

14. Querschnitt durch die Cardiaregion des Magens von *Botryllus violaceus*. $\frac{105}{1}$.
ep = Epithel der Peribranchialräume.

15. Flächenschnitt durch Verzweigungen der darmumspinnenden Drüse von *Botryllus violaceus*. $\frac{267}{1}$.

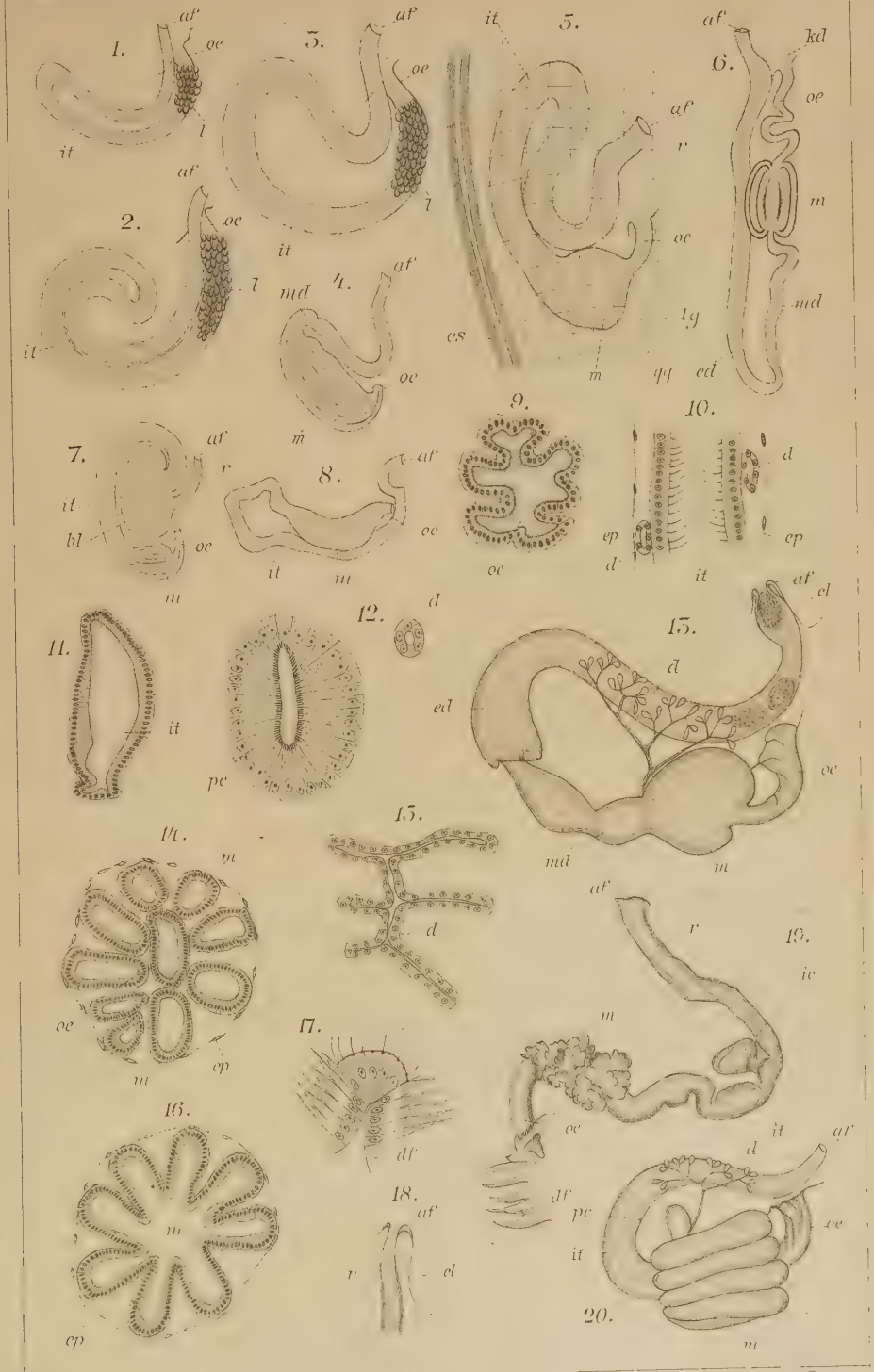
16. Querschnitt durch den Magen von *Botryllus violaceus*. $\frac{267}{1}$. *ep* wie in Fig. 14.

17. Kamm einer Magenfalte aus demselben Schnitt, stärker vergrössert. $\frac{400}{1}$.
df = Darmfalte.

18. Rectalende des Darms einer *Perophora Listeri*. $\frac{35}{1}$.

19. Darmcanal von *Culeolus Murrayi* schwach vergrössert. (Nach Herdman.)
ic = Intestinalcoecum.

20. Halbschematische Darstellung des Darmcanals eines *Botryllus*.
pc = Pyloruscoecum.



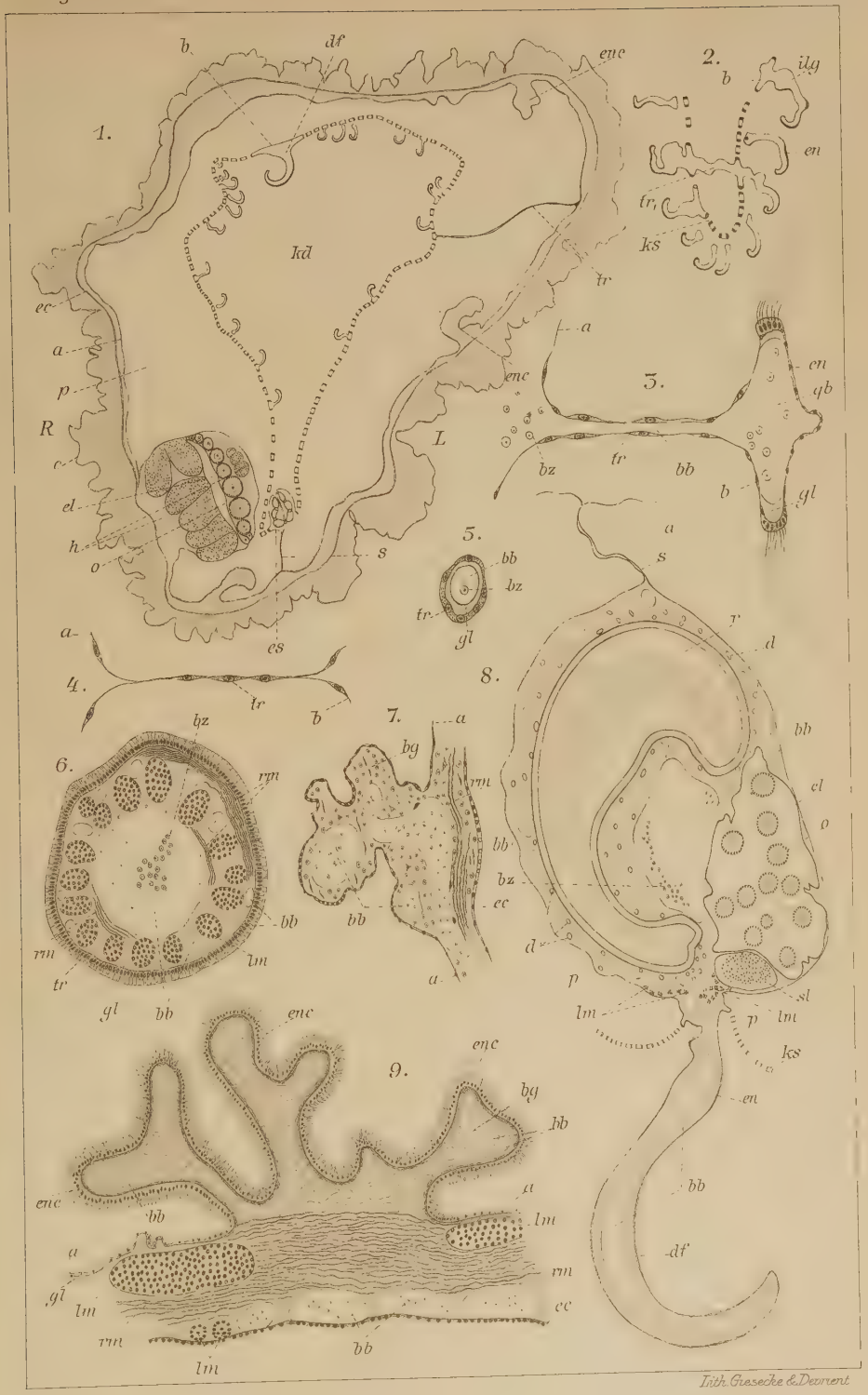
Lith. Giesecke & Devrient

Erklärung von Tafel XXII.

Ascidien.

Fig.

1. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines *Styelopsis grossularia.* $\frac{30}{1}$.
   enc = sog. Endocarps; *s* = ventrales Septum zwischen den beiden Peribranchialräumen.
2. Querschnitt durch die Spitze einer Kiemenfalte von *Cynthia papillosa.* $\frac{50}{1}$.
   ilg = innere Längsgefässe; tr_1 = Stütztrabekel zwischen den beiden Theilen der Falte, vom innern Peribranchialepithel (= äusseres Kiemenepithel) ausgehend.
3. Längsschnitt durch einen eine Blutbahn enthaltenden Trabekel von *Botryllus violaceus.* $\frac{306}{1}$.
4. Längsschnitt durch einen fadenförmigen Trabekel desselben Thieres. $\frac{306}{1}$.
5. Querschnitt durch einen dünnen Nebentrabekel von *Phallusia mammillata.* $\frac{265}{1}$.
6. Querschnitt durch einen grossen Haupttrabekel desselben Thieres. $\frac{144}{1}$.
7. Querschnitt durch ein Endocarp einer *Styelopsis grossularia.* $\frac{144}{1}$.
8. Aus einem Querschnitt durch die Mitte einer entwickelten *Ciona intestinalis;* nur die mediane Dorsalregion ist gezeichnet worden. $\frac{24}{1}$.
   s = dorsales Septum zwischen den beiden Peribranchialräumen.
9. Querschnitt durch ein grösseres dreitheiliges Endocarp (*enc*) einer *Cynthia papillosa.* $\frac{144}{1}$.



Lith. Giesecke & Devrient

lichkeit zur Anschauung bringen. Dass auch Drüsenzellen vorkommen, soll nicht in Abrede gestellt werden, doch dürfte wohl stets der Mitteldarm als secretorischer und verdauender Abschnitt neben dem Magen nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein.

4. Der Enddarm.

Der Enddarm stellt stets ein schlauchförmiges Organ dar, das fast immer jeden anderen Darmabschnitt beträchtlich an Länge übertrifft und den aufsteigenden Schenkel der Darmschleife entweder in seiner ganzen Ausdehnung oder doch zum grössten Theil bildet. Er verläuft entweder gerade nach vorn oder liegt mehr horizontal. In beiden Fällen, und ganz besonders in dem letzteren, kann er einen geschlängelten Verlauf zeigen und oft sehr umfangreiche Ein- und Ausbiegungen aufweisen. Aus der eingangs dieses Kapitels gegebenen allgemeinen Darstellung der Form der Darmschleife lässt sich das Wichtigste über den Verlauf des Enddarmes bereits entnehmen.

Wenngleich im Enddarm äusserlich scharf getrennte Abschnitte in der Regel nicht vorkommen, so müssen doch drei verschiedene Regionen aus einander gehalten werden: der Anfangstheil, das Mittelstück und der Endtheil oder das Rectum.*)

Der Anfangstheil geht entweder ohne scharfe Grenze ganz allmählich in den Mitteldarm über, oder er ist kolbenförmig erweitert und umgreift mit seinem trichterförmig eingestülpten Vorderende das Endstück des Mitteldarms (siehe oben p. 464). Der Rand des Trichters ist dann häufig nicht glatt, sondern gelappt und selbst krausenartig gefaltet (Fig. 13, Taf. XXI). Bezüglich der Form der Krause resp. der Zahl der Lappen finden sich nicht unerhebliche individuelle Unterschiede.

Das Mittelstück ist das weitaus umfangreichste und kann geradezu als Enddarm im engeren Sinne bezeichnet werden. Selten ist es an allen Stellen vollkommen gleich weit, zumeist verjüngt es sich ein wenig nach dem analen Ende zu. Es können aber in ihm auch blasenförmige Erweiterungen und blindsackförmige Ausstülpungen auftreten, die in Bezug auf ihre Zahl, Grösse und Stellung recht bedeutende Mannigfaltigkeiten aufweisen. Bei *Culeolus Murrayi* liegt ziemlich am Anfang des aufsteigenden Astes eine recht ansehnliche blindsackförmige Ausstülpung, deren Bedeutung ganz unbekannt ist (Fig. 19, Taf. XXI). Herdman glaubt an die Möglichkeit, dass es sich hierbei nur um eine individuelle Abnormität handeln möchte, doch ist dem gegenüber zu bedenken, dass ähnliche Bildungen auch bei anderen Formen vorkommen. So findet sich z. B. in Herdman's (1886) Zeichnung des Darms der *Goodsiria placenta* an einer ähnlichen Stelle ein ähnliches Coecum. Im Text ist allerdings davon nichts erwähnt, aber die Abbildung

*) Es ist oben (p. 446) bereits darauf hingewiesen worden, dass von manchen Autoren (Maurice) der ganze Enddarm als Rectum bezeichnet wird.

ist doch so klar, dass das betreffende Organ kaum auf die besonders erwähnte blasenförmige Erweiterung des Canals der darmumspinnenden Drüse bezogen werden kann. Zu enormem Umfang schwillt bei *Ascidia canaliculata* Heller ein Blindsack des Enddarmes an; er liegt da, wo die Intestinalschleife nach vorn umbiegt und zum Rectum wird (siehe Fig. 7, Taf. XXI). Doch ist zu bemerken, dass diese Bildung nur Sluiter (1898) erwähnt, während sie Heller (1878) nicht gekannt zu haben scheint.

Verschieden von diesen Blindsäcken sind blasenförmige Erweiterungen, die im Verlaufe des Enddarmschlauches selbst auftreten und durch tiefe, ringförmige Einschnürungen von einander getrennt werden. Bei *Heterotrema Sarasinorum* bildet Fiedler mehr als ein halbes Dutzend solcher grossen Erweiterungen ab; bei *Aplidium leucophaeum* Herd. sind nur wenige ganz unregelmässige Anschwellungen vorhanden. Es ist aber hier und in zahlreichen anderen Fällen sehr schwer, oft überhaupt kaum möglich, aus den Darstellungen der Autoren mit Sicherheit zu entnehmen, ob es sich nur um zufällige vorübergehende, durch den Füllungszustand des Darms und Contractionen der Leibesmuskulatur hervorgerufene Erscheinungen oder um eine feste Organisationseigenthümlichkeit handelt. Dass in der That an solchen Stellen, an denen die Kothballen sich ansammeln, eine Erweiterung des Darmlumens eintritt, kann man leicht feststellen (vgl. Fig. 13 u. 18, Taf. XXI für das Rectum).

Seichtere, in allen beliebigen Richtungen auftretende Runzeln, Furchen und Falten finden sich fast überall; von besonderer Bedeutung sind aber nur die lang ausgezogenen, tief einschneidenden Längsfurchen. Sehr häufig, bei einfachen und zusammengesetzten Ascidien, begegnet man einer gerade oder auch spiralig verlaufenden, durch die ganze Länge dieses Darmabschnittes sich erstreckenden, besonders tiefen Einfaltung, die als Typhlosolis des Intestinums bezeichnet wird (Fig. 8, Taf. XXII) und in der gewöhnlich grössere Blutstämme verlaufen (mehrere Styelinen, *Ascidia* und viele andere). Wo ein besonderer Mitteldarm fehlt, kann die die Typhlosole bildende Intestinalfalte vom Magen ausgehen resp. sich in diesen fortsetzen, nach der anderen Seite aber bis zum Anus reichen (siehe Textfigur 111, p. 457). Zuweilen erlangt die Typhlosolis eine so bedeutende Tiefe, dass der Enddarm wie in zwei neben einander verlaufende Theile gespalten erscheint. Das dürfte auch bei *Circinalium concrescens* der Fall sein, und auf diese Weise möchte es sich vielleicht erklären, wenn Drasche (1883) für diese Ascidie ausführt: „der Enddarm wird auf einer kurzen Strecke von einem Nebendarm begleitet, dessen Lumen mit dem ersteren in Verbindung steht". Neben dieser Typhlosole, zumeist aber da, wo sie fehlt, können noch andere seichtere und beträchtlich schmälere Längsfalten vorkommen, die gewöhnlich jener parallel laufen oder auch spiralig den Darm umziehen und häufig ebenfalls eine ansehnliche Länge erreichen. Zuweilen tritt an der Innenseite der Intestinalwand neben den Falten noch eine besondere Furche hervor,

die von zwei dicht neben einander verlaufenden Längsfalten begrenzt wird und als Intestinalfurche zu bezeichnen ist (Textfigur 111*B*).

Bezüglich der Ausbildung der Typhlosole scheinen nicht unerhebliche individuelle Unterschiede vorzukommen, denn die Rinne variirt sowohl in der Breite als in der Tiefe. Bei *Ciona intestinalis* habe ich überdies, wenn die Einfaltung nur sehr flach war, gewissermaassen die Stelle der Typhlosole vertretend, zahlreiche seichtere, schräge Längsfalten angetroffen. Aehnlich dürfte es sich auch bei *Goodsiria placenta* var. *fusca* verhalten, und bei *Goodsiria coccinea* scheinen spiralige und schräge Faltungen am Enddarm fast ausschliesslich vorzukommen.

Ein besonderes Rectum kann eigentlich nur da angenommen werden, wo der Endabschnitt des Enddarms in scharfem Winkel umknickt oder in irgend einer Weise sich verändert erweist. Die eben erwähnten Faltungen des Intestinums erstrecken sich nur selten bis in das Rectum hinein, doch können in diesem selbstständige Runzelungen und Faltungen von meist unregelmässigem Verlauf sich entwickeln. Häufig ist aber auch das Rectum ganz glattwandig und zwar besonders dann, wenn in ihm mächtige Fäcesballen sich angesammelt und das Lumen erweitert haben (siehe Fig. 13, Taf. XXI).

Ein besonderes Interesse beansprucht die Region des Anus. Häufig schwillt hier das Rectum zu einem Bulbus analis (bulbe anal Lacaze-Duthiers') an, der mit weiter Oeffnung in die Cloakenhöhle mündet. (Viele Molguliden.) Zumeist dringt das Analende ziemlich weit in die Cloakenhöhle ein und stülpt dabei die äussere Peribranchialwand mit ein, indem es von dieser dicht umschlossen wird (siehe Fig. 13 u. 18, Taf. XXI). Französische Autoren haben diesen in den Cloakenraum hineinragenden Endabschnitt des Darmes „pavillon anal" genannt; zuweilen ist er becherförmig erweitert und überdies histologisch dadurch vom Enddarm unterschieden, dass die Flimmerbekleidung im Lumen fehlt (*Fragaroides aurantiacum* nach Maurice). In der Regel ist aber die Anusöffnung nicht weiter als das Lumen des Enddarms, oft ist sie sogar so eng, dass eine beträchtliche Erweiterung eintreten muss, wenn die Fäces in die Cloakenhöhle ausgestossen werden (*Perophora*, Fig. 13 u. 18, Taf. XXI). Am Anus befinden sich daher besondere Muskeln, die die Regulirung der Afterweite besorgen.

Da, wo der Anus nur eng ist, ist sein Rand in der Regel auch glatt, wo er sich beträchtlich erweitert zeigt, ist er zumeist gefranzt oder gelappt. Abgesehen von gewissen individuellen Verschiedenheiten, ist die Form des Anusrandes ein wichtiges, oft charakteristisches Merkmal, denn Zahl, Grösse, Form und Anordnung der Lappen und Franzen ermöglichen eine grosse Mannigfaltigkeit. Sind die Lappen verhältnissmässig gross und regelmässig gestellt, so spricht man von einer Analrosette; bei *Styela aggregata* z. B. findet sich eine 9blätterige Rosette, doch ist es mir einigermaassen zweifelhaft, ob wirklich die Zahl der Lappen ein constantes Artmerkmal bedeutet. Häufig sind die Lobi verschieden gross und un-

gleichmässig angeordnet (*Leptoclinum structum* Gottschaldt), oder sie sind nur so wenig zahlreich (*Heterotrema*), dass nur eine sehr unvollkommene oder einfache Rosette gebildet erscheint. Zuweilen, besonders wenn der Anus schlitzförmig ist, ist sein Rand lippenförmig gestaltet (*Stomatropa villosa*); manchmal kommt aber dann nur auf einer Seite ein lippenartig vorspringender Wulst zur Entwickelung, während die andere glatt abgeschnitten endigt (*Molgula siphonalis*). Bei *Ctenicella rugosa* wird die Lippe von einem länglichrunden, zungenförmigen Fortsatz vertreten. Bei anderen Arten trägt der Anusrand statt der breiten Lappen schlankere Franzen (*Polycarpa pedata*), oder er erscheint gezähnt (*Styela rustica* mit 10 Analzähnen). Complicirter gestaltet er sich, wenn gleichzeitig Zähne und Lappen auftreten; so finden sich z. B. am Rande des schlitzförmigen Anus bei *Cynthia arctica* aussen zwei grosse lappige Ausbuchtungen, innen 12—15 stumpfe Zähnchen (Hartmeyer).

Der histologische Bau der Enddarmwandung ist sehr einfach. An allen Stellen findet sich ein durchaus einschichtiges Flimmerepithel. In der dem Mitteldarm benachbarten Region ist die Wand gewöhnlich dicker, und die Zellen sind hohe Cylinderzellen; gegen den Anus zu nimmt die Wanddicke allmählich ab, die Zellen werden cubisch oder bleiben cylindrisch, sind dann aber bedeutend kleiner als im Anfangstheil. Im Umkreise des Anus ändert sich, wie oben bereits für *Fragaroides* erwähnt worden ist, manchmal plötzlich der histologische Charakter der Wand, indem hier die Flimmern fehlen, die Zellen überdies etwas niedriger werden können. Es ist vielleicht dieses Verhalten darauf zurückzuführen, dass bei manchen Arten dem entodermalen Enddarm eine kurze Ausstülpung des ektodermalen Cloakenepithels entgegenwächst, um den ganzen inneren Anusrand auszukleiden. Doch könnte ein solcher Vorgang nicht allgemein bei allen Ascidien auftreten, da mehrfach die entodermale Natur des gesammten Darmtractus bis zum Anusrand nachgewiesen worden ist.

Ein ganz eigenartiges histologisches Verhalten findet sich nach den Beobachtungen von Pizon (1898) bei *Stomatropa villosa*. Aeusserlich erscheint das ganze Intestinum vollständig glatt, im Inneren aber soll die Intestinalwand in zahlreiche fahlgelb gefärbte Drüsenfalten vorspringen, die in der Längsrichtung verlaufen und an die Längsfalten des Magens erinnern; nur im Rectum fehlen diese Drüsen vollständig. Die physiologische Bedeutung dieser drüsigen Differenzirungen im Intestinum ist unbekannt.

5. Die Leber.

Die ersten Stadien zur Differenzirung einer besonderen Leberdrüse haben wir bereits oben (p. 458) bei der Beschreibung der Magenwand kennen gelernt. Es handelte sich dort aber noch nicht um räumlich vom Magen scharf abgegrenzte, selbstständig hervortretende Organe. Während im einfachsten Fall der noch ganz einheitlich und gleichartig gestaltete

Magen in allen seinen Theilen die Functionen der Leber und des Magens gleichzeitig erfüllt, trat mit beginnender Faltung und Blindsackbildung eine Sonderung in der Art ein, dass die sich bildenden Ausstülpungen vornehmlich wie Leberdrüsen thätig waren. Zu einer höheren Vollkommenheit gelangt die Bildung bei Cynthideen und Molguliden, und es entstehen hier bei zahlreichen Arten vom Magen und von den anderen Abschnitten des Darmes deutlich gesonderte selbstständige Drüsencomplexe. In beiden Familien tritt uns das Organ auf verschieden weit vorgeschrittenen Ausbildungsstufen entgegen, und da es bei manchen Formen noch fehlt, ohne dass ein Grund zu einer etwaigen Rückbildung erkennbar wäre, erscheint die Annahme gerechtfertigt, dass die Leber in beiden Familien unabhängig zu einem selbstständigen Organ sich entwickelt hätte.

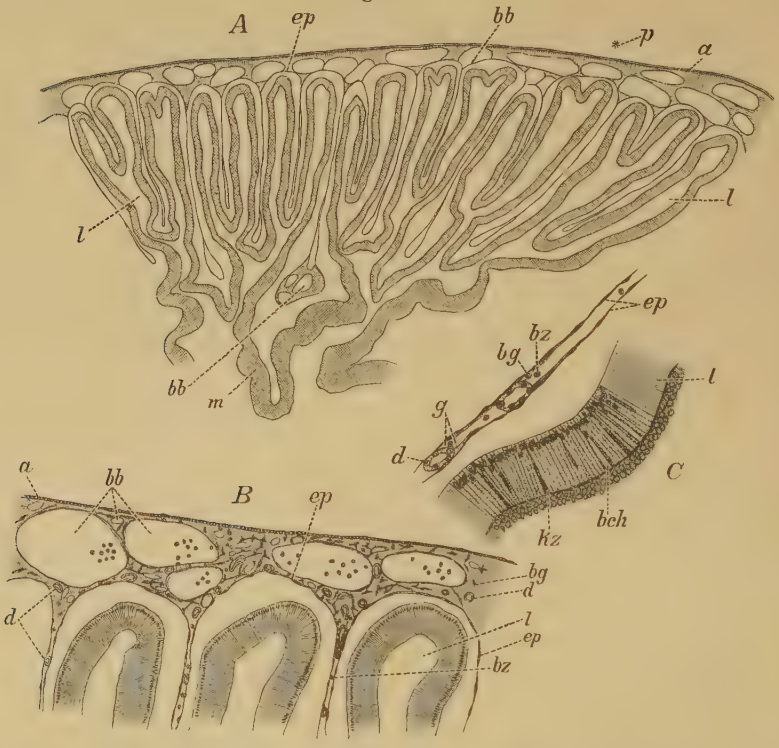
Das hier zu behandelnde Organ wurde schon zu Ende des 18. Jahrhunderts von mehreren Forschern gesehen, aber in einer für den damaligen Stand der Wissenschaft befriedigenden Weise doch erst später von Savigny für eine Anzahl Cynthien beschrieben und abgebildet. Seither ist die Leber der Cynthien und Molguliden zu wiederholten Malen untersucht worden, besonders von R. Hertwig, Lacaze-Duthiers, Delage und Pizon, aber nichtsdestoweniger sind noch immer die bis jetzt vorliegenden Angaben namentlich über den feineren Bau nicht ausreichend, um darnach eine befriedigende vergleichende Darstellung hier geben zu können. Im Besonderen lässt sich nicht entnehmen, ob durchgreifende Unterschiede im Bau der Leber bei Molguliden und Cynthien vorhanden sind, oder ob nach dem Princip der convergenten Züchtung in beiden Familien eine völlig übereinstimmende Endform erreicht wurde.

a) Unter den drei grossen Gruppen der Cynthideen, die gewöhnlich die Systematiker unterscheiden, scheint nur den Styelinen ein besonderes Leberorgan vollkommen zu fehlen*). Dagegen finden sich hier die oben (p. 456) beschriebenen tiefen Furchungen der Magenwand, die als der Beginn der Differenzirung einer Leber betrachtet und von manchen auch als Leberfalten bezeichnet werden. Im Gegensatz und zwar, wie Lacaze-Duthiers und Delage betonen, im durchgreifenden Gegensatz dazu kommt bei den Cynthiinen stets eine am Magen äusserlich hervortretende Leber zur Entwicklung, während die Magenfalten ganz fehlen oder weniger vollkommen ausgebildet sind und bei der Ausdehnung des Magenlumens gänzlich schwinden können. Unter den Bolteniinen kann eine Leber vorkommen oder auch fehlen, und zwar verhalten sich selbst die verschiedenen Arten einer Gattung verschieden. Bei *Culeolus Murrayi* z. B. und *C. recumbens* kommen besondere äussere Leberlappen vor, bei *C. perlucidus* fehlen sie.

*) Bonnevie (1896) erwähnt allerdings, dass das Fehlen der Leber kein Merkmal selbst der Gattung *Styela* sei, denn bei der nordischen, aus grösserer Tiefe stammenden *Styela uniplicata* fände sich am Magen ein Leberanhang vor. Doch ergiebt die Betrachtung der Abbildungen, dass die Verfasserin zweifellos das Pyloruscoecum für eine echte Leberdrüse gehalten hat.

Aus dem Verhalten der Styelinen einerseits, der Cynthiinen andererseits ergiebt sich der Schluss als naheliegend, dass die Leber aller Cynthideen aus eigenartig umgewandelten Magenfalten hervorgegangen sei. In der That zeigt uns die vergleichend anatomische Betrachtung noch Zwischenstadien. Bei *Culcolus recumbens* beobachtet man drei lappen-

Fig. 113.



Querschnitte durch die Leber von *Cynthia dura* (?) Heller. *A* = Schnitt durch ein Stück des inneren Leberlappens. $^{40}/_{1}$. *B* = die Region der Blindenden von drei Leberschläuchen stärker vergrössert. $^{141}/_{1}$. *C* – Stück aus der Leberwand stärker vergrössert. $^{325}/_{1}$. *a* = äussere Wand des Peribranchialraums, Magen und Leber bedeckend; *bb* = Blutbahnen; *bch* = Becherzellen in der Leberwand; *bg* = Bindegewebszellen; *bz* = Blutzellen; *d* = darmumspinnende Drüse; *ep* = Plattenepithel, Magen und Leber überziehend; *g* = Bindegewebsgallerte; *kz* = Körnchenzellen in der Leberwand; *l* = Leberschläuche; *m* = Magen; *p* = Peribranchialraum.

oder taschenförmige, mit weiter Oeffnung mit der Magenhöhle communicirende Ausstülpungen, die als umgebildete Magenfalten aufgefasst werden können. Sie tragen an ihren blinden Enden zahlreiche kleine, papillenförmige Fortsätze und Erhebungen, ähnlich denen, die wir besonders bei manchen Synascidien beobachteten und von ursprünglichen Längsfalten ableiteten (siehe oben p. 461). Auch bei *Culcolus* entwickeln sich diese kleinen Erhebungen an der Peripherie der Magenfalten im Zusammenhang mit der bereits eingetretenen Umbildung der basalen Theile zu den Lebertaschen. Weiter vorgeschritten ist die Leberbildung bei *Culcolus*

Murrayi. Die Zahl der unregelmässigen Lappen- und Taschenfortsätze ist beträchtlich grösser, und alle sind mit rundlichen Papillen besetzt. Die zahlreichen Leberläppchen stehen auch hier noch mit dem Magen in weiter Verbindung. Am vollkommensten entwickelt ist das Organ in den Gattungen *Cynthia* und *Microcosmus*, aber auch hier lassen sich noch verschiedene Ausbildungsstufen erkennen.

Häufig erinnern die einzelnen, die Leber zusammensetzenden Theile noch auffallend an die einfachen Darmlängsfaltungen, wie sie oben unter anderen auch für die Styelinen beschrieben worden sind, indem es noch nicht zur Ausbildung von echten Schläuchen kommt. Das ist z. B. bei *Cynthia dura* (?) der Fall (Textfigur 113). Hier erheben sich zahlreiche sehr langgestreckte, aber ganz platt gedrückte Falten sehr hoch über die Magenoberfläche, in ähnlicher Weise, wie etwa die Tracheenlungen oder Fächertracheen der Spinnen den Stigmen aufsitzen. Nur spalten sich vielfach die freien Faltenenden der Länge nach, um 2 parallele Lebertaschen zu bilden. Neben diesen langen, blattförmigen Lebertaschen können vereinzelte mehr oder minder schlauchähnliche Ausstülpungen auftreten.

Andere Cynthien scheinen ausschliesslich typische Leberschläuche und nicht mehr blattähnliche Faltungen zu erzeugen.

Bei *Cynthia echinata* sind sehr zahlreiche Drüsenschläuche vorhanden, die gar nicht oder nur sehr wenig verzweigt sind und alle gesondert in den Magen einmünden. Bei *Microcosmus* (*vulgaris?*) sind immer eine Anzahl verzweigter Schläuche zu einer Gruppe vereinigt und münden durch einen gemeinsamen Ausführungsgang in den Magen (Hertwig), und ähnlich verhält es sich auch bei mehreren anderen Cynthien. Sind die Schläuche ansehnlich lang und die Ausführungsgänge verhältnissmässig nur wenig zahlreich, so erscheint die Leber wie ein durchaus selbstständiges, dem Magen aufgelagertes Organ, das sich auf grösseren Strecken leicht abpräpariren lässt.

Zumeist liegen sämmtliche Leberschläuche dicht neben einander, so dass die ganze Leber einheitlich ungetheilt erscheint. Sie kann den Magen allseitig, öfters aber nur halbkreisförmig umgeben, oder sie ist ihm nur wie ein Streifen angelagert. In der Regel ist sie vorn und hinten nicht gleich stark ausgebildet, zuweilen sitzt sie fast ausschliesslich am hinteren Magentheil. Häufig ist die Leber in zwei oder mehrere Lappen getheilt. Im einfachsten Fall ist die Theilung nur sehr unvollkommen, und die Abschnitte sind mit einander noch deutlich verbunden; so ist z. B. bei *Cynthia arctica* ein vorderer und hinterer Lappen der ansehnlichen Leber zu unterscheiden. Bei *Microcosmus spinosus* sind die beiden Lappen bereits getrennt, liegen aber noch dicht neben einander; bei *Cynthia morus* sind zwei vollständig getrennte, ziemlich weit von einander entfernte Leberstücke zu unterscheiden, von denen das kleinere vordere dicht beim Oesophagus liegt, das grössere hintere selbst wieder tief eingeschnitten und 4—5fach gelappt erscheint.

Die Grösse der Leber ist oft sehr bedeutend. Zumeist ist das Organ, wo es überhaupt vorkommt, mit blossem Auge sofort zu sehen, denn seine Dicke kann zuweilen den Durchmesser des Magens sogar übertreffen. Sehr wechselnd ist die Länge. Oft beträgt sie, auch wenn das Organ eine sehr ansehnliche Dicke besitzt, nur einen kleinen Theil der Länge des Magens; zuweilen aber streckt sich die Leber schlauchförmig sehr bedeutend in die Länge, bedeckt mehr als den dritten Theil des gesammten Darmcanals und wird 8 mm (*Forbesella tesselata*), ja selbst über 20 mm gross (*Cynthia sigillata*).

Im lebenden Thier erscheint die Cynthienleber gewöhnlich gelbroth oder rothbraun. Das Drüsensecret, das sich in den Magen ergiesst, hat bei *Cynthia* und *Microcosmus* nach Hertwig zumeist eine orange Farbe.

b) Bei der Beschreibung zahlreicher neuen Molguliden sind zwar von den betreffenden Autoren die Leberdrüsen am Magen weder erwähnt noch abgebildet worden, allein es lässt sich daraus doch nicht immer schliessen, dass diese Organe thatsächlich fehlen, wenngleich das auch manchmal der Fall sein mag. Im Uebrigen lehrt uns die vergleichend anatomische Betrachtung der Molguliden eine ähnliche Reihe kennen, wie wir sie oben bei den Cynthideen angetroffen haben. Zunächst finden sich umfangreichere sackartige Ausstülpungen der Magenwand, die durch weite Oeffnungen mit der Magenhöhle im Zusammenhang stehen und selbst wieder vielfach gefurcht und gefaltet sind; eigentliche Leberschläuche, acinöse oder tubulöse Drüsenausstülpungen fehlen also noch zunächst. Bei *Pera crystallina* treten 4 solcher Lappen auf, die nur sehr unvollständig vom Magen gesondert erscheinen. Ein ähnliches Stadium weist auch *Paramolgula patagonica* Michaelsen auf, bei der ebenfalls noch grosse unregelmässige, häufig mit einander verwachsene Leberanhänge vorhanden sind, die mit weiten Oeffnungen mit dem Magen in Verbindung stehen. Bei *Paramolgula guttula* sind die Leberausstülpungen schlauchförmig in die Länge gestreckte Gebilde geworden, während sie bei *Gamaster* nur als kleinere Blindsäckchen in grosser Zahl allseitig am Magen entspringen, in einer ähnlichen Weise wie bei vielen Synascidien (siehe oben p. 461). Am vollkommensten erscheint das Organ besonders bei mehreren *Molgula* und *Ctenicella*, bei denen die zahlreichen dicken Leberäste sich vielfach verzweigen (*Molgula georgiana* Michaelsen), so dass mächtige, dem Magen aufliegende Polster und Streifen entstehen, die eine Dicke von 2 mm (*Stomatropa villosa*) oder 3 mm (*Ctenicella rugosa*) erreichen können.

Zuweilen sind die Leberschläuche nicht an allen Stellen gleichartig beschaffen, sondern an dem einen Ort ziemlich kurz, gar nicht oder nur wenig verzweigt, an dem anderen reicher dichotomisch verästelt (*Molgula pulchra*, *Ctenicella rugosa*).

Häufiger vielleicht als bei den Cynthideen scheint mir die Leber der Molguliden längsgestreckt zu sein, sei es, dass sie — wenigstens auf bestimmten Stellen — den Magen allseitig umgiebt, sei es, dass sie ihm nur einseitig aufliegt. Das hintere Ende kann dann beträchtlich dünner

sein als das vordere, zuweilen sogar nur aus vereinzelten Drüsenschläuchen bestehen, während vorn eine compacte Lebermasse, die nur die Region der Magenrinne freilässt, den Magen umgiebt (*Ctenicella rugosa*). Zuweilen ist das Hinterende längsgespalten und läuft dann in zwei schmale Streifen aus (*Stomatropa villosa*).

Gewöhnlich erstreckt sich die Leber über einen beträchtlichen Theil des Magens, zuweilen bedeckt sie ihn ganz. Da, wo ein besonderer Magenabschnitt äusserlich nicht hervortritt, muss man die Leber mit der gesammten Darmschleife vergleichen und findet zuweilen auch dann, dass sie verhältnissmässig recht umfangreich ausgebildet ist. Bei *Ctenicella rugosa* z. B. dehnt sie sich über $^1/_6$ der ganzen Darmlänge aus und erreicht eine Länge von mehr als 6 cm.

So wie bei den Cynthien zeigt auch bei den Molguliden die Leber im lebenden Thier zumeist eine schmutzigbraune oder rothbraune Färbung (*Stomatropa*), zuweilen (*Ctenicella rugosa*) ist sie olivengrün gezeichnet.

c) Ueber den feineren histologischen Bau der Leberschläuche ist zu bemerken, dass überall ein einschichtiges Epithel die Wandungen bildet. Die umfangreicheren, als weite Ausstülpungen der Magenwand auftretenden Lebersäcke, die bei manchen Molguliden und Cynthideen sich finden, scheinen im Wesentlichen die gleiche Beschaffenheit wie der Magen selbst zu besitzen, wenigstens habe ich bei den Autoren keine Bemerkungen angetroffen, aus denen auf eine besondere histologische Structur zu schliessen wäre. Nur scheinen, wenigstens bei gewissen Formen, die drüsigen Elemente in der Leber etwas zahlreicher zu sein.

Die Drüsenzellen sind bei Cynthien mit gelben oder gelbbraunen, stark glänzenden Secretkörnchen, die zuweilen den Zellkern fast ganz verdecken können, erfüllt. Neben diesen Leberzellen finden sich nach N. Wagner (1885) bei *Cynthia echinata* sehr eigenthümliche Amylumzellen; sie fehlen auch nicht in der Magenwand selbst und wurden daher schon oben (p. 456) kurz erwähnt. Sie liegen mehr oder minder zahlreich zwischen den eigentlichen Leberzellen eingebettet, sind fast viermal so gross als diese und fallen gegenüber den gelbbraunen Elementen durch ihr helles farbloses Aussehen auf. In jeder Zelle liegt ein grosses Stärkekorn, das eine ziemlich regelmässige linsenartige Form besitzt und deutlich concentrische Schichtung zeigt. Gelegentlich trifft man auch „kleinere Stärkekörnchen von unregelmässiger Form, stark ausgezogen oder stöckchenförmig". Nach Jodbehandlung erfolgt die charakteristische Blaufärbung. „Bei einigen Exemplaren von *Cynthia echinata* kommen solche Kerne im Magen in grosser Anzahl vor, und ich hielt sie anfangs für die von der Ascidie verschlungenen Nahrungsstoffe. In der That fand ich manchmal im Magen Stückchen von Cellulose. Später aber, bei näherer Untersuchung der Gewebe der Magenwandungen überzeugte ich mich, dass diese vermeintlichen Nahrungstheilchen oder Kerne von Stärkemehl sich in den Magenwandungen entwickeln."

Die physiologische Bedeutung der Leber kann als hinreichend erforscht nicht bezeichnet werden. Das hat nur zum Theil in der Schwierigkeit der Untersuchung seinen Grund, zum guten Theil liegt es daran, dass die Thierphysiologen, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben (Krukenberg), sehr ungeeignete Arten zu ihren Versuchen auswählten. Statt mit den grossen, ziemlich gut abgegrenzten Leberorganen der Cynthien und Molgulen zu experimentiren, wurden vorwiegend *Ascidia mentula, Phallusia mammillata* und *Ciona intestinalis* verwendet, bei denen reines Lebersecret oder reine Lebermasse überhaupt nicht zu gewinnen sind. Die Angaben beziehen sich daher wohl nur auf die im Magen beziehungsweise im Intestinum vorkommende Substanz. Diese schmeckt fade, nicht bitter. Der Nachweis, dass in ihr Cholate vorkommen, konnte nicht erbracht werden, und wenn es unter gewissen Bedingungen schien, dass Gallensäuren vorhanden seien, so wurden Fette oder eiweissartige Materien für Cholate gehalten. Der Auszug der Darmdrüsen von *Ascidia mentula* ist tief orangefarben und nimmt durch Salpetersäure zuerst eine grünlichgelbe Färbung an, darauf wird er dunkelroth und zuletzt bräunlich (Krukenberg).

6. Die darmumspinnende Drüse.

Die darmumspinnende Drüse wurde schon zu Ende des 18. Jahrhunderts von O. F. Müller gesehen und in der Zoologia Danica abgebildet (vgl. oben p. 29); als ein bei den Ascidien allgemein vorkommendes Organ wurde sie aber nicht erkannt, und ebensowenig findet sich eine Bemerkung über ihren Bau und ihre physiologische Bedeutung. Auch Savigny kannte noch nicht die allgemeine Verbreitung dieses Organs, obwohl er es für *Diazona* ziemlich genau abbildete und als eine Drüse mit unbekannter Function (glandes diverses) deutete. Später hat besonders Milne-Edwards die darmumspinnende Drüse bei den zusammengesetzten Ascidien eingehend untersucht und „mit einiger Wahrscheinlichkeit" als Leber, als „un organe hépatique" in Anspruch genommen. Seither hat sich eine grosse Zahl Forscher mit diesem Organ beschäftigt, und es war besonders eine von Chandelon (1875) auf Veranlassung Van Beneden's unternommene Untersuchung, die jenem Organ das allgemeine zoologische Interesse zuwandte.

Wenngleich der histologische Bau der Drüse jetzt genügend eingehend bekannt ist, fehlt bisher noch immer eine Untersuchung, die in einer überzeugenden und einwandsfreien Weise die physiologische Bedeutung des Organs klarlegt. Bei dieser Unsicherheit über die Function wird man alle die Namen, die eine ganz bestimmte Vorstellung von den Leistungen des betreffenden Organs geben und geben sollen, vermeiden müssen. Es sind daher die mehrfach angewendeten Bezeichnungen „Leber- oder Nierendrüse" durchaus zu verwerfen, zumal durch sie leicht Verwechselungen mit der wahren Leber oder Niere entstehen können

und in der That auch begangen worden sind. Ebenso sind Herdman's Benennung als „hepatic gland on the intestine“ und Della Valle's als Hepatopancreasdrüse unzutreffend. Giard nennt das in Rede stehende Gebilde „organe ou appareil réfringent“, andere haben es auch als „organe hyalin“ bezeichnet; Lacaze-Duthiers hat den Namen „glande pylorique“ eingeführt, Maurice und andere wenden „glande intestinale“ an. Ich habe, um gleichzeitig das anatomische Verhalten des Organs zum Darmtractus zu kennzeichnen und doch die Art der Function ganz unerörtert zu lassen, die Bezeichnung „darmumspinnende Drüse“ vorgeschlagen, die ich auch jetzt noch für durchaus passend und zweckmässig gewählt erachte.

Entwickelung. Entwickelungsgeschichtlich entsteht die Drüse aus einer frühzeitig im Embryo auftretenden Ausstülpung des Darmrohrs, an der Stelle, an welcher der Magen in den Mitteldarm beziehungsweise in das Intestinum übergeht. Diese Ausstülpung wächst zu einer Röhre aus und bildet sich unter reichen dichotomischen Verästelungen der Blindenden zu der das Intestinum umgebenden Drüse aus. Die Stelle, an der die Ausstülpung erfolgte, persistirt als die Einmündungsstelle des Drüsencanals in den Darm. Der Ausführungscanal der Drüse stellt also den ältesten und ursprünglichsten Theil des Organs dar, aus dem die einzelnen Drüsenschläuche und Acini nachträglich erst gewissermassen hervorknospten. Da die Drüsenausstülpung zumeist sehr früh entsteht, bevor Magen und Mitteldarm vollständig von einander abgegrenzt sind und ihre endgültige Gestalt erlangt haben, kommt es vor, dass die Einmündungsstelle entweder mehr nach dem Magen zu oder mehr nach hinten in den Bereich des Mitteldarmes verschoben erscheint, und es treten in dieser Beziehung Unterschiede nicht nur bei den verschiedenen Arten und Gattungen, sondern auch bei den Individuen derselben Art hervor (*Perophora Listeri*).

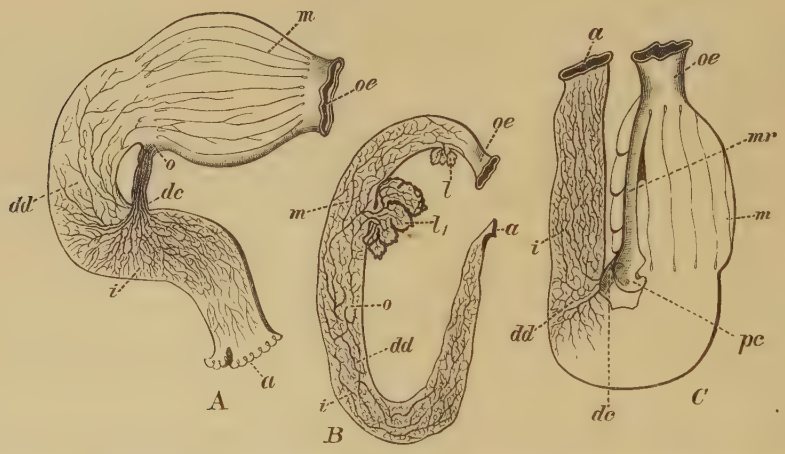
Bau. Bei der Darstellung des Baues der darmumspinnenden Drüse sind drei Theile des Organs auseinander zu halten: der ausführende Canal, die verzweigten Nebencanälchen und die blinden Endkolben.

a. Der ausführende Canal öffnet sich stets nur durch einen einzigen kleinen Porus in den Darmcanal, wie sich das aus der eben gegebenen Darstellung der Entwickelung der Drüse ergiebt. Wo am Magen ein Pyloruscoecum auftritt, mündet der Canal in dieses, seitlich oder an der Basis, wohl nur sehr selten in das äusserste Blindende. Nur bei *Goodsiria placenta* treten in das blasenförmige, gestielte Magencoecum zwei getrennt verlaufende Sammelcanäle der darmumspinnenden Drüse ein (Herdman). Wenn sich das Canalende schräg in die Pyloruswand einsenkt, ist es oft selbst an Schnittserien nicht ganz leicht, die Oeffnung nachzuweisen und den Zusammenhang der Drüse mit dem Darm zu erkennen. Daraus erklären sich manche irrthümliche Deutungen, die die darmumspinnende Drüse von älteren Autoren erfahren hat, und namentlich die Versuche, die Drüsenschläuche als Theile des Gefässsystemes auf-

zufassen. Besondere Schwierigkeiten machte es, bei der Gattung *Cynthia* den Porus aufzufinden; erst Lacaze-Duthiers und Delage (1889, 1892) wiesen ihn nach. Bei *Cynthia morus* ist die Oeffnung nur winzig klein, kaum 0,0035 mm gross, und überdies liegt sie soweit hinten in der Darmschleife, dass man sie an dieser Stelle kaum vermuthen möchte (Textfigur 114 *B*).

Der Canal hat bei den Ascidien, die eine weit offene Darmschleife besitzen, zumeist eine beträchtliche Länge, denn er durchsetzt quer den Zwischenraum, um in verschiedener Höhe an das Intestinum heranzutreten (s. Fig. 20, Taf. XXI). Bei den meisten zusammengesetzten

Fig. 114.



Schematische Darstellung der Darmschleife, im Besonderen des Verlaufs der darmumspinnenden Drüse von drei Cynthideen. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) *A* von *Polycarpa varians*. *B* von *Cynthia morus*. *C* von *Styelopsis grossularia*. *a* = Anus; *dc* = Canal der darmumspinnenden Drüse; *dd* = darmumspinnende Drüse; *i* = Intestinum; *l* u. l_1 = die beiden Lebertheile bei *Cynthia*; *m* = Magen; *mr* = Magenrinne; *o* = Oeffnung der darmumspinnenden Drüse in den Darm; *oe* = Oesophagus; *pc* = Pyloruscoecum.

Ascidien kann man ihn leicht unter dem Mikroskop verfolgen, sobald man einmal ein Thier aus dem Stock herauspräparirt und auf den Objectträger gebracht hat. Bei den grossen Monascidien ist der Canal oft von Blutbahnen begleitet und von Bindegewebe umhüllt, so dass eine ziemlich breite Brücke zwischen den Darmschenkeln gebildet wird, die Lacaze-Duthiers und Delage „bride pylorique" genannt haben (s. Textfigur 114 *A* und *C*). Im Innern dieses Bandes verläuft nicht immer nur ein einfacher Ausführungsgang, sondern häufig beginnt die Gabelung des Canals schon in mehr oder minder weiter Entfernung vom Intestinum, so dass auf bestimmten Strecken zwei, drei, vier und noch mehr dicht neben einander laufende Canäle angetroffen werden und nur in der Nähe des Magens eine Sammelröhre sich findet. Auch da, wo keine besondere Bindegewebshülle um den Canal vorkommt, kann dessen Gabelung ein beträchtliches Stück vor dem Intestinum eintreten. Weichen die Gabeläste

auseinander, so lässt sich das leicht feststellen (s. Fig. 13, Taf. XXI). Bei *Circinalium concrescens* z. B. vereinigen sich die 3—4 zu der darmumspinnenden Drüse am Intestinum führenden Canäle erst ganz kurz vor dem Magen zu einem kleinen gemeinsamen Ausführungsgang, und bei *Goodsiria placenta* sollen, wie oben schon bemerkt wurde, sogar zwei Canäle getrennt in das Magencoecum eintreten. Manchmal erfolgt aber die Spaltung des Canals so, dass beide Zweigröhren dicht nebeneinander liegen bleiben, und man ist dann überrascht, wenn man erst auf den Querschnitten die Theilung des Ausführungscanals bemerkt (z. B. zuweilen bei *Botryllus*).

Uebrigens kommen nicht unerhebliche individuelle Verschiedenheiten im Verlauf und in der Art der Gabelung des ausführenden Canals vor. Bei *Perophora Listeri* z. B. erfolgt sehr häufig die erste Abspaltung eines Nebenastes nicht bereits in der Mitte zwischen den beiden Schleifenästen des Darmes, wie es die zuletzt erwähnte Abbildung zeigt, sondern der Canal verläuft direct bis zum Intestinum, um sich erst dort gleich in mehrere Zweige aufzulösen.

Bei der Gattung *Cynthia* ist der ausführende Canal äusserst kurz, und er durchsetzt auch nicht, im Gegensatz zu dem oben beschriebenen Typus, die Darmschlinge, um an das Intestinum des aufsteigenden Astes heranzutreten, sondern unmittelbar an der Oeffnungsstelle in den Pylorus beginnt die dendritische Verästelung (Textfigur 114 *B*). Man kann hier also überhaupt kaum noch von einem besonderen Ausführungscanal sprechen.

Der histologische Bau des Canals ist sehr einfach. Die Wand besteht aus einem durchaus einschichtigen, annähernd cubischen oder stärker abgeflachten Epithel (Fig. 12, Taf. XXI). Nur unmittelbar an der Mündungsstelle in den Magen finden sich höhere prismatische Zellen häufiger vor; an den entfernteren Stellen des Canals sind sie seltener anzutreffen. In mehreren Fällen (*Perophora*, *Styelopsis*) ist im lebenden Thier und auch auf den Querschnitten eine Flimmerauskleidung des Canallumens erkannt worden. Das Lumen ist annähernd so weit wie die Wand dick. Stellenweise, namentlich nahe der Mündung, kann es sich zwar etwas stärker erweitern, andererseits aber ist auch zuweilen der Lumendurchmesser geringer als die Wanddicke, so dass selbst der Ausführungscanal wie ein feines Capillarrohr erscheint.

b. Die verzweigten Nebencanälchen, die direct oder indirect vom ausführenden Sammelgang ausgehen und immer wieder sich verästeln können, umwachsen vornehmlich das Intestinum. Zuweilen, besonders bei den kleinen Synascidien, sind verhältnissmässig nur wenig zahlreiche Aeste vorhanden (Fig. 13 u. 20, Taf. XXI), die nur über einen kleinen Theil des Darmrohres sich ausbreiten, und gewöhnlich entspringt dann der die Darmschleife quer durchsetzende Ausführungscanal ungefähr in der Mitte des von der Drüse umsponnenen Feldes. Das letztere tritt sehr häufig auch bei den Monascidien und den grösseren stockbildenden Formen ein, wenn eine sehr reiche Verzweigung der Canäle erfolgt und

ein beträchtlicher Theil des Intestinums umwachsen ist. Fig. 114 *A* zeigt ein solches Verhalten bei *Polycarpa varians*. Von der Stelle, an welcher der ausführende Canal an das Intestinum herantritt, gehen die Nebenäste unter reichen Verzweigungen allseitig nach vorn und hinten aus, mit ihren äussersten Enden auf der einen Seite bis zum Magen, auf der anderen bis in die Nähe des Anus sich vorschiebend. Doch findet sich manchmal auch ein anderer Verlauf der verzweigten Nebencanäle. Zuweilen wachsen nämlich, wenn auch nicht ausnahmslos alle, so doch weitaus die Mehrzahl der Nebencanäle nur gegen das anale Ende hin, um nur den hinteren Abschnitt des Intestinums zu umspinnen, während der vordere fast gänzlich frei bleibt (Textfigur 114 *C*), und der Endcanal entspringt dann natürlich nicht in der Mitte, sondern am Hinterrande des Drüsencanalfeldes. Selten breiten sich die reichen Verzweigungen so weit nach vorn aus, dass sie den ganzen Magen, die Leberlappen und sogar die hintere Oesophagealregion überziehen; nur die beiden äussersten Enden des Darmtractus lassen sie dann frei (*Cynthia*, Textfigur 114 *B*).

In Bezug auf die Art und Weise der Verästelung lassen sich zwei Typen unterscheiden, die allerdings durch Zwischenformen miteinander verbunden sind. Im einfachsten Fall erfolgt immer nur eine dichotomische Gabelung der Canäle. Häufig entspringen auch drei Stämmchen an einer Stelle, oder es können selbst 4 aus dem gewöhnlich etwas erweiterten Ende des Ausführungscanals hervortreten (z. B. *Perophora* nach Chandelon), aber die einzelnen Zweige verbinden sich nicht wieder durch anastomosirende Querstämmchen miteinander, und so stellt die Drüse mit ihren Verzweigungen ein weit ausgebreitetes dendritisches Buschwerk dar.

In anderen Fällen, und zwar gewöhnlich da, wo eine sehr reiche Verzweigung vorkommt, finden sich zwischen den einzelnen dichotomischen Aestchen mehr oder minder zahlreiche secundäre Verbindungsgänge entwickelt, und damit geht die dendritische Drüsenform in eine netzförmige über, wie sie besonders bei Salpen zur Entwickelung gelangt, aber auch bei Cynthideen, *Clavelina* und anderen nicht ganz fehlt. Je nach der grösseren oder geringeren Anzahl der anastomosirenden Gefässe nähert sich die Drüsenform mehr dem einen oder dem anderen Typus.

So wie der ausführende Canal sind auch die verzweigten Nebencanälchen von einem durchaus einschichtigen Wandepithel gebildet, das gegenüber dem ersteren nur selten (*Styelopsis grossularia*) durchgreifende bemerkenswerthe Unterschiede aufweist und ebenfalls stets bewimpert zu sein scheint. Nicht immer sind die Canälchen an allen Stellen von capillarer Feinheit, sondern in unregelmässiger Vertheilung, hier und dort, aber besonders, wie es scheint, an den Gabelungsstellen, treten sackartige Erweiterungen auf.

c. Die terminalen Blindenden der darmumspinnenden Drüse müssten, wenn die Deutung des Gebildes als excretorisches Organ zutreffend ist, aller Wahrscheinlichkeit nach die wichtigsten Theile der

Drüse darstellen. Die Terminaltheile sind fast immer ausgeprägt ampullenförmig, stellen also typische Acini dar; doch kommen auch solche Endigungen vor, bei denen man kaum noch von einer ampullenförmigen Erweiterung reden kann, vielmehr gleichen sie ganz tubulösen Drüsenschläuchen.

Die Stellung der Ampullen gegenüber dem Epithel des Darmcanals ist eine verschiedene. Entweder liegen sie flach der Darmwand auf, oder sie stehen senkrecht zu ihr. Dieses letztere Verhalten hielt Roule (1885) als charakteristisch für die Gattung *Polycarpa*, doch findet es sich auch bei anderen Styelinen, und bei *Cynthia* kommt mehrfach eine Zwischenstellung vor (Lacaze-Duthiers und Delage).

Im Allgemeinen sind die Ampullenenden der Drüse bei einer Species ziemlich gleich gross, wenn auch immerhin gewisse individuelle Grössenschwankungen vorkommen. So sind sie z. B. bei *Styclopsis grossularia* beträchtlich grösser als bei *Polycarpa varians*; bei *Cynthia morus* sind sie 40—60 μ lang, 15—25 μ breit, während die sich ansetzenden Canälchen höchstens nur 12 μ im Durchmesser betragen (Lacaze und Delage).

Der histologische Bau der Endkolben ist nicht überall der gleiche, obwohl stets an allen Stellen ein einschichtiges Epithel vorhanden ist. An der Aussenseite haben die Zellen hier, wie übrigens auch im ganzen Canalsystem, eine gewöhnlich ziemlich dicke Basalmembran (membrane anhyste der französischen Autoren) ausgeschieden. Die Zellen der Ampullenwand sind in der Regel beträchtlich flacher als in den Canälchen; zuweilen ist ein typisches Plattenepithel vorhanden, das an den Stellen, an denen die Zellkerne liegen, buckelförmig gegen das Lumen zu vorspringt. Flimmern scheinen die flachen Zellen nicht zu tragen, mit Sicherheit sind sie wenigstens nicht erkannt worden. Dagegen finden sich stärkere Wimpern an den Eingangsstellen zu den Ampullen, wo ein cubisches oder selbst cylindrisches Epithel zumeist ziemlich unvermittelt in die flachen Zellen übergeht. Auffallend ist es, dass zuweilen in derselben Drüse neben diesen Ampullen noch andere vorkommen, deren Wand aus genau dem gleichen Flimmerepithel gebildet wird, das in den Canälen sich findet (z. B. *Perophora*). Ob diese letzteren Acini in der That weiterhin noch die Gestalt der ersteren annehmen, wie Chandelon meint, ist mir sehr zweifelhaft, da sie die gleiche Grösse besitzen, ja zuweilen sogar noch grösser sein können als die flachwandigen.*)

Da, wo die Endigung der Canälchen tubulös ist, scheint eine besondere terminale histologische Differenzirung nicht zu erfolgen.

Das Lumen der Ampullen glaubte Kupffer von Zellen erfüllt zu sehen, die weiterhin zu Blutzellen würden und in die eigentlichen Blutbahnen überträten. Auch Giard erwähnt, dass nicht nur in den End-

*) Herr Isert, der im Rostocker Zoologischen Institut mit der Untersuchung der Darmdrüsen der Ascidien beschäftigt ist, hat bei Cynthien nicht nur in den Ampullen, sondern auch weit verbreitet in den verzweigten Nebencanälchen Drüsenzellen beobachtet, die ein körniges Secret absondern.

säckchen sondern auch in den Canälen eine gekörnte fettige Masse vorhanden sei, während andere Autoren nur eine homogene helle Flüssigkeit antrafen. In dieser kann man aber allerdings häufig kleine Granulationen beobachten, die von den Körnchenzellen der Canalwandungen ausgeschieden worden sind. Chandelon sah in einigen, freilich nicht in allen Ampullen bei *Perophora* grössere sphärische oder etwas unregelmässige, stark lichtbrechende Einschlüsse, die in der Flüssigkeit durch die Wimpern der Wandzellen in Bewegung gesetzt wurden. Mit den von Giard beobachteten Einschlüssen scheinen diese Körperchen nichts gemeinsam zu haben, denn Chandelon betont ausdrücklich, dass jener Forscher offenbar abnormale, in Auflösung begriffene Endkolben untersucht hätte.

Function. Die physiologische Bedeutung des Organs als eine Drüse lässt sich aus dem anatomischen und histologischen Verhalten mit Sicherheit entnehmen, ebenso, dass es sich um eine Drüse handeln muss, deren Secret bei der Verdauung eine bestimmte Leistung auszuführen hat, doch war bis jetzt die Art der Function mit Sicherheit nicht zu erkennen.

Schon aus den Eingangs dieses Abschnittes mitgetheilten älteren Bezeichnungen, die für die darmumspinnende Drüse in Gebrauch waren, ergab sich die sehr verschiedene Beurtheilung, die die physiologische Bedeutung dieses Organs gefunden hatte. Eine der anerkanntesten Deutungen bezeichnete die darmumspinnende Drüse als Leber. Sie geht im Wesentlichen auf Milne Edwards zurück, der zuerst bei Botrylliden diese Auffassung vertrat, denn er beschrieb das Organ als „une masse glandulaire, qui paraît être un organe hépatique". Auch Hancock (1868), der zuerst für Monascidien (*Styela tuberosa*) eine zutreffende Beschreibung der Drüse gab, schloss sich dieser Ansicht an. Als sehr wichtige Gründe dagegen hat man schon längst angeführt, dass in der darmumspinnenden Drüse stets nur glasartig durchsichtige und niemals pigmentirte Zellen sich finden, wie sie sonst in den Leberorganen vorzukommen pflegen, dass das gesammte Canalsystem und oft auch die ganzen Ampullen bewimpert sind, und dass endlich bei den meisten Ascidien am Magen bereits ein anderes, mehr oder minder hoch differenzirtes Organ vorkommt, das unzweifelhaft eine Leber ist.

Die Deutung der darmumspinnenden Drüse als eine Niere wird gewöhnlich Krohn zugeschrieben (Lacaze-Duthiers und Delage 1892). Mit Unrecht, denn Krohn (1852) hielt in der Entwickelung der *Phallusia mammillata* die wahren Nierenbläschen und unsere Drüse wohl auseinander, indem er diese letztere vom Darm aus entstehen sah; über ihre Function aber konnte er keine bestimmten Angaben machen. Roule (1885) scheint allerdings bei Styelinen (*Polycarpa varians*) die Blindenden der darmumspinnenden Drüse, deren verbindende Canäle und Ausführungsgang in den Pylorus er übersah, für Nierenbläschen gehalten zu haben, und ebenso leugnete er (1884) ganz ungerechtfertigter Weise bei den Ascidien (*Ciona intestinalis*) das Vorkommen jenes Drüsenorgans, indem er die Verzweigungen theils als Hodencanälchen, theils als Blut-

bahnen deutete. Ohne jeden Vorbehalt betrachtet Lahille die darmumspinnende Drüse als eine Niere. Die Mündung der Drüse in den Darmcanal und die Entstehung vom Entoderm aus erscheinen der Auffassung, dass die darmumspinnende Drüse ein Excretionsorgan sei, zwar sehr wenig günstig; aber am nächsten läge dann noch, wie schon mehrfach betont worden ist, der Vergleich mit den Malpighi'schen Schläuchen der Insecten, bei denen wenigstens die Lagebeziehungen gewisse Aehnlichkeiten aufweisen. So wie gegen die Deutung des Organs als Leber, erhebt sich auch gegen die als Niere das schwerwiegende Bedenken, dass bei den Ascidien weit verbreitet an anderer Stelle ein Organ vorkommt, das sicher wie eine Niere functionirt, aber freilich einen ganz anderen Bau zeigt als die darmumspinnende Drüse. Die Entwickelung zweier verschieden organisirten Gebilde zur Ausübung ein und derselben Leistung in einem Thierkörper hat von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

Auf Grund falscher Vorstellungen von dem Bau der darmumspinnenden Drüse haben sich früher natürlicher Weise auch irrthümliche Ansichten über die physiologische Bedeutung bilden müssen. So erkannte C. Vogt (1854) bei den Salpen, bei denen die Drüse in ganz ähnlicher Weise entwickelt ist wie bei den Ascidien, in den verzweigten Aesten überhaupt nicht die Lumina, sondern er fasst die Canäle als solide Stränge auf, die er dem Muskelsystem zurechnet. Huxley (1851), der die Drüse zuerst bei Salpen und Pyrosomen untersucht und als „tubular system" bezeichnet hatte, glaubte, dass ihre Canäle mit den Blutgefässen im Zusammenhang ständen und nach Art der Lymphgefässe dazu dienten, Nährstoffe aus dem Darm ins Blut überzuführen. Er nennt die Drüse daher auch „a sort of rudimentary lacteal system". Kupffer (1872) glaubte sich bei *Ciona canina* durch Injectionen vom Herzen aus davon überzeugt zu haben, dass das Blutgefässsystem und die Canäle der darmumspinnenden Drüse miteinander zusammenhängen. Er hält die letztere daher nur für einen besonders entwickelten Theil des Circulationsapparates, dem wohl neben der Resorption des Chymus noch andere Fuctionen zukommen. Namentlich sei es wahrscheinlich, dass in der Drüse die Bildungsstätte für die der Form und Grösse nach ziemlich wechselnden geformten Elemente des Blutes liege. Er glaubte daher auch, die blinden Anhänge mit Zellen ganz oder theilweise erfüllt gesehen zu haben.

Auch R. Hertwig (1872) rechnet die Drüse dem Blutgefässsystem zu und betrachtet sie als eine Art Lymphgefässsystem, das besonders dicht um den Oesophagus und Magen entwickelt sei, aber keine Einmündung in den Darm besitze. Dass er den Ausführungsgang in den Pylorus übersehen konnte, liegt daran, dass er seine Untersuchungen an einer *Cynthia* anstellte, bei der der Nachweis des Porus, wie oben (p. 476) hervorgehoben wurde, besondere Schwierigkeiten darbietet. Daraus, dass Hertwig den Zusammenhang zwischen Darm und Drüse nicht auffand, erklärt es sich auch, dass er diese nicht vom Entodermcanal aus

sich bilden lässt, sondern annimmt, dass sie durch Einstülpung des Peribranchialepithels sich entwickele.

Endlich muss ich noch der Auffassung Giard's gedenken, der, wie oben bereits bemerkt wurde, das Organ bei zusammengesetzten Ascidien richtig beschrieben und als appareil réfringent bezeichnet hatte. Wenn er zwar auch erklärt, dass es augenblicklich noch nicht an der Zeit sei, über die Function des Organs eine bestimmte Ansicht zu äussern, so thut er es doch und versucht sogar eine morphologische Deutung, indem er die darmumspinnende Drüse der Ascidien mit dem Magenblindsack resp. dem Krystallstiel der Lamellibranchiaten homologisirt. Mit Recht haben Lacaze-Duthiers und Delage diese Ansicht scharf zurückgewiesen.

Insoweit der histologische Bau und die Lagebeziehungen der darmumspinnenden Drüse auf deren Function zu schliessen gestatten, wird man sich der Auffassung Chandelon's und der früheren Autoren anschliessen müssen und das Organ als eine von der Leber verschiedene Darmdrüse zu betrachten haben, vielleicht als eine Art Pancreasdrüse, wie denn auch Griffiths den Tunicaten ein Pancreas zuschreibt. Ob, wie Lacaze-Duthiers und Delage meinen, die Drüse ausser der Secretion eines Verdauungssaftes auch Nierenfunctionen ausübt, ist vorläufig mindestens noch sehr zweifelhaft.

7. Einige physiologische Bemerkungen über die Verdauung bei den Ascidien.

Ueber die Functionsweise des Ascidiendarmes und über die Art der Verdauung bei den Tunicaten hat zuerst Krukenberg eingehendere Untersuchungen angestellt. Allerdings haben diese zu einem befriedigenden Ergebniss nicht geführt, und namentlich über die Bedeutung der einzelnen Theile des Darmtractus wissen wir, was sich bereits aus den in den einzelnen Abschnitten dieses Kapitels mitgetheilten Thatsachen ergeben hat, bisher nur sehr wenig Zuverlässiges. Auffallend erscheinen die negativen Befunde bei *Ascidia mentula* und *Microcosmus vulgaris*, denn es gelang Krukenberg (1878) nicht, hier durch Extraction mit Glycerin, Wasser, Säuren (0,2 Proc. Salzsäure, 2 Proc. Essigsäure) und Alkalien (2 Proc. Soda) eine Uebereinstimmung irgend eines Theiles des Darmcanals mit den enzymbildenden Lebern der Evertebraten festzustellen. Es entstanden bei den Versuchen mit einer grossen Anzahl von Därmen nur unwirksame Auszüge, und die Verdauung rohen Fibrins war nicht zu erzielen. „Jedenfalls wird die Production eiweissverdauender Enzyme, wenn überhaupt vorhanden, bei diesen Ascidien eine sehr geringe sein. Im Darm der *Ciona canina* findet sich Diastase, die bei *Ascidia mentula* nur in Spuren vorkommt."

Später (1881) fand Krukenberg, dass der Darminhalt von *Ciona* eine allerdings nur äusserst schwache tryptische Wirkung auf rohes Fibrin

zeige, die sich erst nach längerer Einwirkung von einem Tag und bei 30—40° C. bemerkbar mache, bei niederen Temperaturen ganz ausbleibe. Da die Ascidien in so warmem Wasser überhaupt nie vorkommen, ist es allerdings kaum verständlich, wie jene Flüssigkeit in der lebenden Ascidie Eiweiss überhaupt verdauen könne. Ein tryptisches Enzym im *Ciona*-darm hatte Krukenberg schon früher (1878) beobachtet, er war aber zuerst der Ansicht, dass dieses nicht das Product lebender Darmdrüsenzellen der Ascidie sei, sondern von der aufgenommenen Krebsnahrung stamme. Er glaubte daher, dass bei den Ascidien in einer ähnlichen Weise, wie er es bei vielen Coelenteraten gefunden zu haben meinte, die Eiweissverdauung vorzugsweise durch die Enzyme erfolge, welche die Beute mit sich führt.

Auch die Salpen ergaben durchaus negative Befunde, denn das Glycerinextract von 50 Därmen der *Salpa maxima* erwies sich peptisch wie tryptisch durchaus unwirksam auf rohes Fibrin, und zwar sowohl bei 38—40° C., als auch bei 15—20° C. Krukenberg schliesst daraus, dass im Tunicatendarm wahrscheinlich vorwiegend eine cellulare Verdauung stattfinde, und dass die Ernährungsvorgänge der Ascidien gleichsam ein Verbindungsglied zwischen dem exclusiv cellulären und dem enzymatisch secretorischen darstellen.

Weiteres Interesse erregten vor einigen Jahren die Angaben R. Schneider's (1895) über die Aufnahme von Eisen bei Ascidien (*Diazona violacea*, *Ciona intestinalis*, *Clavelina Rissoana*). Nach Behandlung mit Ferrocyankalium und ganz verdünnter Salzsäure zeigte sich namentlich bei der zuletzt genannten Form eine glänzende Bläuung, die zunächst den Verdauungscanal, und zwar besonders den Magen und die darmumspinnende Drüse, betraf, und, von diesen ausgehend, den Kiemendarm, Mesenchym, Peribranchialwände und äusseren Cellulosemantel ergriff. Die mikroskopische Untersuchung ergab eine Blaufärbung der Kerne, und zwar in der Regel nicht der ganzen Kerne, sondern nur des Nucleolus und des achromatischen Gerüstes mit den darin suspendirten Chromosomen. Zuweilen zeigten sich allerdings auch zwischen den Kernen im Zellplasma Eisenpartikelchen in feinen Körnchen, „ein Hinweis darauf, dass auch ein gleichzeitiger Austausch des betreffenden Stoffes durch alle Theile des Gesammtgewebes stattfindet".

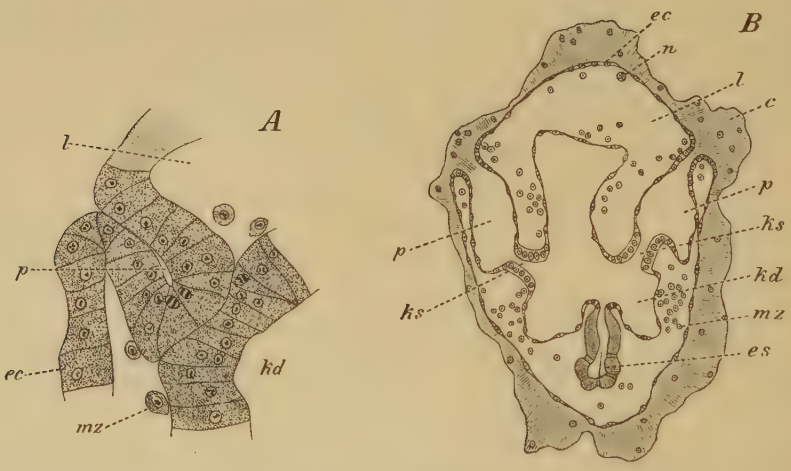
Prof. R. Kobert hat im Rostocker Pharmakologischen Institut *Clavelina lepadiformis* auf ihren Eisengehalt untersucht und Schneider's Angaben im Wesentlichen bestätigen können. Er verfuhr jedoch nach einer anderen Methode, die zuerst von Tirmann (Ueber den Uebergang des Eisens in die Milch. In: Kobert's Görbersdorfer Veröffentlichungen, Bd. 2, 1889, p. 112) eingehend beschrieben und als Turnbullsblaureaction bezeichnet wurde. Das in den Thieren durch Schwefelammonium gefällte Eisen wurde in einer mit Salzsäure schwach angesäuerten ca. 20 proc. Ferricyankaliumlösung in Turnbullsblau verwandelt. Auf diesem Wege

lassen sich lebhaft blau gefärbte Dauerpräparate herstellen. Schneider ist daher nicht im Recht, wenn er die Zuverlässigkeit der Schwefelammonprobe für Tunicaten bezweifelt.

IX. Der Peribranchialraum und die Cloake.

Der gesammte Peribranchialraum und die Cloake (der „Wasserraum" Kupffer's) entstehen, wie bereits (p. 162) angedeutet worden ist, aus zwei ektodermalen Einstülpungen, die in der Regel sehr frühzeitig im Embryo auftreten (Textfigur 115 *A*) und den Kiemendarm zu umwachsen beginnen, indem sie sich zwischen diesem und der ektodermalen Leibeswand immer mehr ausbreiten. Die Basis der Peribranchialeinstülpung verwächst auf jeder Seite an zwei hintereinander gelegenen Stellen

Fig. 115.



A. Querschnitt durch die linke Peribranchialeinstülpung eines Embryos von *Clavelina lepadiformis.* $^{365}/_{1}$. *B.* Querschnitt durch eine junge festgesetzte Larve von *Ciona intestinalis,* die jederseits 2 primäre Kiemenspalten besitzt. $^{230}/_{1}$.

c = Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *es* = Endostyl; *kd* = Kiemendarm; *ks* = Kiemenspalten; *l* = primäre Leibeshöhle; *mz* = Mesenchymzellen; *n* = Nervenstrang; *p* = Peribranchialeinstülpungen.

mit dem Entodermepithel, und dort bilden sich in der oben (p. 375) beschriebenen Weise die beiden ersten Kiemenspaltenpaare, die entweder zu den ersten bleibenden Spiraculis sich umgestalten (*Clavelina*) oder als sog. Protostigmata oder Urspiracula weiterhin noch vielfach sich theilen und ganze Reihen von Kiemenspalten aus sich hervorgehen lassen (*Ciona* und viele andere).

Die beiden Einstülpungsstellen der Peribranchialsäckchen sind zumeist noch in der freischwimmenden Larve, oft auch noch auf dem ersten bereits festsitzenden Stadium von einander getrennt und dorsal von der

Medianebene mehr oder minder weit entfernt (Textfigur 115 *B*). Weiterhin nähern sie sich aber stets immer mehr, um endlich mit einander zur Egestionsöffnung zu verschmelzen (Fig. 5, Taf. VII). Dabei vereinigen sich naturgemäss auch die dorsalen Abschnitte der beiden ursprünglich getrennten Peribranchialräume. Zunächst geschieht die Vereinigung nur im nächsten Umkreise der Egestionsöffnung, allmählich aber fliessen die Peribranchialräume längs der Dorsalseite auf immer weiteren Strecken ineinander zur Bildung der unpaaren Cloakalhöhle (Fig. 6, Taf. VII, Fig. 1, Taf. XI, Textfigur 18, p. 158). Ausserhalb des Cloakenraums bleiben die rechte und linke Peribranchialhöhle von einander getrennt, wenngleich deren Wandungen an mehreren Stellen sich nähern, ja sogar an einander legen können, um in ganz bestimmter Weise verlaufende Septa (replis mésentériques oder ligaments der französischen Autoren) zu bilden. Ausser diesen primären, die beiden ursprünglichen Theile des Peribranchialraumes trennenden Septen treten noch secundäre auf, die ganz und gar entweder dem rechten oder linken Peribranchialraum angehören und als langgezogene Faltenbildungen entstanden sind, um die Eingeweide, und zwar besonders den Darmcanal, zu umhüllen. Verschieden von den Septen sind die Trabekel, die balken- oder stabförmige, die Peribranchial- oder Cloakenhöhle durchsetzende Ausstülpungen der Peribranchialwandungen darstellen. Bei zahlreichen Ascidien entwickeln sich an diesen letzteren sehr eigenthümliche, in ihrer physiologischen Bedeutung noch nicht genügend erforschte Organe, die sog. Endocarps oder Parietalbläschen.

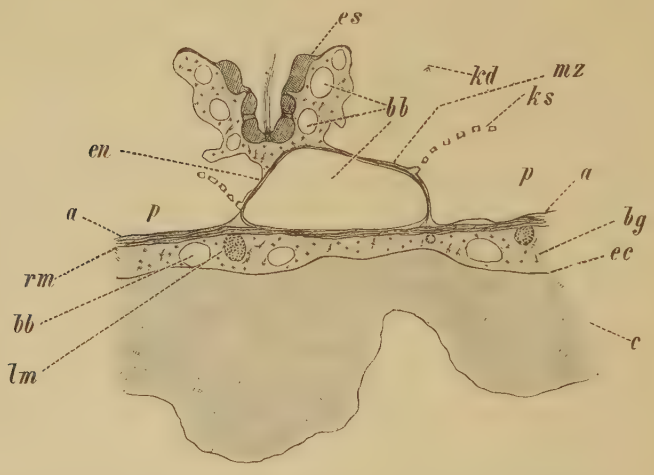
In histologischer Beziehung stellen die Wandungen der Peribranchialräume ein durchaus einschichtiges Epithel dar. Insoweit dieses dem entodermalen Theil des Kiemendarmes dicht anliegt und sich an der Bildung des Respirationsorganes betheiligt, wird es als inneres Peribranchialepithel bezeichnet. Dieses ist bereits in einem früheren Kapitel (p. 399) besprochen worden. Das äussere Peribranchialepithel ist fast an allen Stellen sehr flach, zumeist ein typisches Plattenepithel, und das Mesenchym und die Muskulatur der Leibeswandung können mit ihm sehr innig verwachsen sein, so dass es gleichsam wie die innere Grenzschicht der Leibeswand erscheint (s. Fig. 1, Taf. XXII) und von Milne-Edwards als „Tunica tertia“, von R. Hertwig als „Tunica tertia parietalis“, von Bronn als „dritte Schicht oder Brustsack“ bezeichnet wurde (vgl. oben p. 167). Hin und wieder, und, wie es scheint, nicht einmal bei den verschiedenen Individuen ein und derselben Art immer an denselben fest bestimmten Stellen, ist das Plattenepithel mehr oder minder stark verdickt und aus kleinen cubischen oder höheren cylindrischen Zellen zusammengesetzt. Eine besondere Bedeutung dürfte diesen verdickten Epithelstellen nicht zukommen.

1. Die Septen.

a. Die Primärsepten.

a) Bei allen Ascidien bleiben die beiden Peribranchialräume ventral in oder nahe der Medianebene im ganzen Bereich des Endostyls von einander getrennt. Zumeist dehnen sie sich auf der Bauchseite nicht ganz bis zur Mittelebene aus, sondern endigen rechts und links in einiger Entfernung vom Endostyl (siehe die halbschematischen Durchschnitte Fig. 5 u. 6, Taf. VII; Fig. 1, Taf. VIII). Zwischen den medialen Rändern der beiden Peribranchialräume liegt in diesem Fall in der primären Leibeshöhle eine verhältnissmäsig bedeutende Masse Mesenchymgewebes, und stets verlaufen hier parallel zum Endostyl eine oder mehrere umfangreichere Blutbahnen und häufig Muskelfaserzüge. Diese ganze ventral vom Endostyl gelegene, die Peribranchialhöhlen trennende Längszone bildet das ventrale oder Endostylseptum. In den eben erwähnten Fällen

Fig. 116.



Querschnitt durch die Endostylregion einer *Ciona intestinalis*. $^{35}/_{1}$.
a = Aeusseres Peribranchialepithel; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *c* = Cellulosemantel; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *en* = Entodermepithel des Kiemendarms; *es* = Endostyl; *kd* = Kiemendarm; *ks* = Kiemenspalten; *lm* = Längsmuskeln; *mz* = Muskelfaserzüge; *p* = Peribranchialraum; *rm* = Ringmuskulatur.

ist das Septum fast ausschliesslich vom Bindegewebe gebildet, und der Antheil des Peribranchialepithels tritt jenem gegenüber fast ganz zurück. So verhält es sich fast immer bei den Synascidien und Socialen (*Clavelina*) und vielen Monascidien (*Ciona intestinalis*, Textfigur 116; *Phallusia mammillata* etc.). Das Bindegewebsseptum ist einerseits, und zwar aussen, mit der Leibeswand, andererseits mit dem Endostyl mehr oder minder innig verwachsen, und dadurch wird der ventrale Theil des Kiemendarms in einer festen Lage erhalten.

Schärfer ausgeprägt und von den benachbarten Organen und Geweben deutlicher gesondert erweist sich das Endostylseptum bei vielen Cynthien und anderen Monascidien. Es ist bereits oben (p. 348) darauf hingewiesen worden, dass das ventrale mediane Bindegewebsseptum eine ansehnliche Höhe erreichen und den Endostyl so weit dorsal zu verschieben kann, dass er gleichsam in den Kiemendarm hineingehängt erscheint. Der dorsale Theil des Septums wird daher vom entodermalen, von Spalten nicht durchbrochenen Kiemendarmepithel begrenzt, während an der Bildung des ventralen das Peribranchialepithel sich betheiligt. Dieser ventrale Abschnitt erreicht zuweilen, wenn die medialen ventralen Enden der Peribranchialräume umfangreicher entwickelt sind, eine verhältnissmässig bedeutende Grösse (vgl. Textfigur 72, p. 347). Auch in diesen Fällen besteht das Endostylseptum zum weitaus grössten Theil aus Bindegewebe, über dem die Epithelien nur wie ein feiner, dünnwandiger Ueberzug erscheinen.

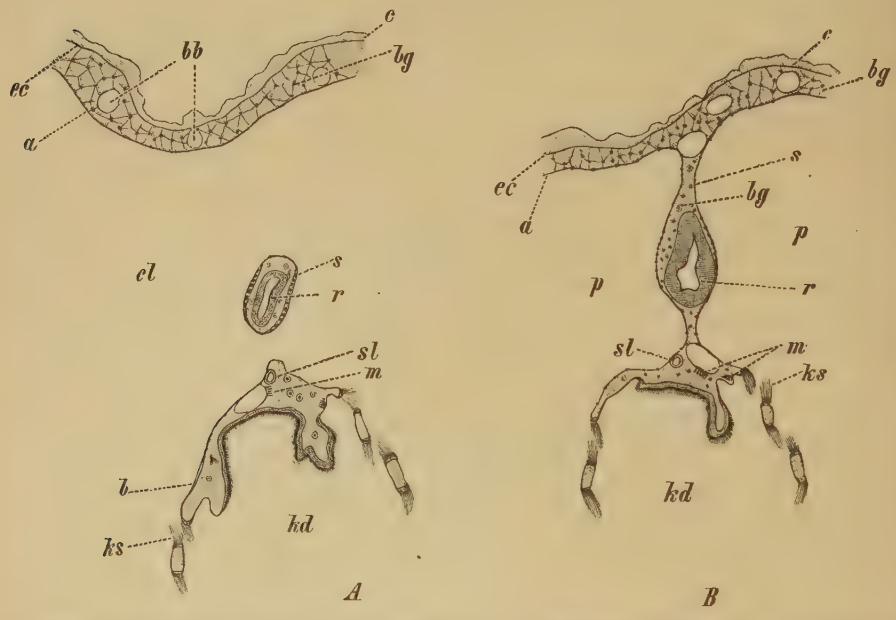
Bei manchen Monascidien endlich legen sich die medialen ventralen Enden der Peribranchialräume dicht aneinander, und ihre epithelialen Wandungen sind an diesen Stellen durch kein Bindegewebe mehr getrennt. Das Endostylseptum besteht demnach lediglich aus zwei dicht an einander gepressten Plattenepithelien, die stellenweise so innig mit einander verwachsen können, dass sie als zwei gesonderte Schichten nicht mehr nachweisbar sind. Bei der ausserordentlichen Feinheit dieses Septums, findet man es in den in Schnitte zerlegten Thieren stellenweise durchrissen, so dass eine ventrale Verbindung zwischen den beiden Peribranchialräumen zu bestehen scheint. Ich möchte aber glauben, dass es sich in allen Fällen um künstliche Rupturen im Septum handelt, die entweder durch die Conservirung und Paraffineinbettung oder durch Verletzungen des lebenden Thieres hervorgerufen wurden. Uebrigens gleicht oft ein solches Septum nicht an allen Stellen seines Verlaufes einer membranartigen Lamelle, sondern hin und wieder schiebt sich von der Leibeswand her spärliches Bindegewebe, zuweilen nur zellenfreie Gallertsubstanz zwischen die beiden Epithelien ein (*Styelopsis grossularia*, Fig. 1, Taf. XXII).

b) Auf der Dorsalseite bildet sich bei vielen Ascidien ein ebenfalls median verlaufendes Septum aus, das als Dorsalseptum zu bezeichnen ist. Es entsteht dadurch, dass die beiden Peribranchialeinstülpungen, nachdem sie den Kiemendarm umwachsen haben, nicht auf der ganzen Rückenseite, sondern nur in einer bestimmten Region zur Cloake sich vereinigen, an gewissen Stellen aber, so wie ventral im Bereich des Endostylseptums, getrennt bleiben, während die medialen Peribranchialwände sich mehr oder minder dicht an einander lagern. Bei sehr vielen Synascidien fehlt das Dorsalseptum durchaus, und die Cloakenhöhle breitet sich über die ganze Rückenseite des Kiemendarms aus. Es ist das fast immer da der Fall, wo der Verdauungstractus und die übrigen Eingeweide hinter dem Kiemendarm gelegen sind und die Peribranchialräume nur im Bereiche des Respirationsorgans sich finden, ohne in den

mittleren und hinteren Leibesabschnitt hinein zu reichen (vergl. Textfigur 17, p. 158). Aber auch bei solchen Ascidien, bei denen die Eingeweide neben dem Kiemendarm liegen, kann das Dorsalseptum sehr kurz sein, fast vollkommen fehlen (Textfigur 18, p. 158).

Das Dorsalseptum liegt stets im Bereich des hinteren Kiemendarmtheils, hinter der Cloake, und zeigt eine sehr verschiedene Länge. Im Allgemeinen lässt sich feststellen, dass es da eine ansehnliche Ausdehnung gewinnt, wo der Enddarm weit vorn in die Cloake mündet und eine weite Strecke dorsal vom Kiemendarm, in der Medianebene hinzieht. Da der gesammte Verdauungstractus aus einer in die primäre Leibeshöhle

Fig. 117.



Querschnitte durch die Region des Dorsalseptums von *Perophora Listeri*. $^{144}/_{1}$. *A* = Schnitt unmittelbar hinter der Afteröffnung. *B* = Schnitt ein wenig weiter hinten geführt. *a* = Aeusseres Peribranchial- und Cloaken-Epithel; *b* = inneres Peribranchialepithel; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *c* = Cellulosemantel; *cl* = Cloake; *ec* = Ektodermepithel; *kd* = Kiemendarm; *ks* = Kiemenspalten; *m* = Muskelzüge; *p* = Peribranchialräume; *r* = Rectum; *s* = Dorsalseptum; *sl* = Samenleiter.

sich erstreckenden Ausstülpung des embryonalen Kiemendarms hervorgeht, verläuft in jenem Fall das Rectum zwischen den beiden ursprünglichen Peribranchialeinstülpungen. Es kann, wenn es verhältnissmässig umfangreich ist und der Zwischenraum zwischen der dorsalen Kiemenwand und der Leibeswand nicht besonders gross erscheint, in seinem Bereich die Cloakenbildung vollkommen verhindern. Die beiden Peribranchialräume bleiben dann auf der Rückenseite des Thieres von der Medianebene ziemlich entfernt und erscheinen durch den Enddarm und spärliches Bindegewebe, zumeist auch durch die Ausführungsgänge der Geschlechtsapparate, von

einander geschieden (Fig. 1, Taf. VIII). Ob es zweckmässig ist, in diesen Fällen diese mediane Region als ein echtes Dorsalseptum zu bezeichnen, scheint mir fraglich zu sein.

Ist der Enddarm nicht so umfangreich, um den Raum zwischen der dorsalen Kiemenwand und der äusseren Leibeswand ganz auszufüllen, so können die medialen Peribranchialwände dorsalwärts vom Darm sich dicht an einander legen und ein lamellenartiges Septum darstellen. Ventral zu weichen dann die beiden Septenblätter aus einander, um ausser dem Enddarm und Bindegewebe häufig noch Vas deferens und Oviduct sowie Blutbahnen und Muskelfaserzüge zu umschliessen. Eine derartige Bildung beobachtet man z. B. bei *Ciona* (Fig. 8, Taf. XXII), während in anderen Fällen (*Perophora*, Textfigur 117 *B*) das Rectum nicht unmittelbar dem Kiemendarm sich anschmiegt, sondern weiter dorsal zu, ungefähr in der Mitte des Septums verläuft. Gewöhnlich reicht das vordere Ende des Septums bis in die nächste Nähe des Afters, und dieser ragt nur wenig über jenes hinaus, indem er sich zapfenförmig in den Cloakenraum erhebt und dabei von der hinteren Cloakenwand nach Art eines peritonealen Ueberzuges umhüllt wird (Textfigur 117 *A*).

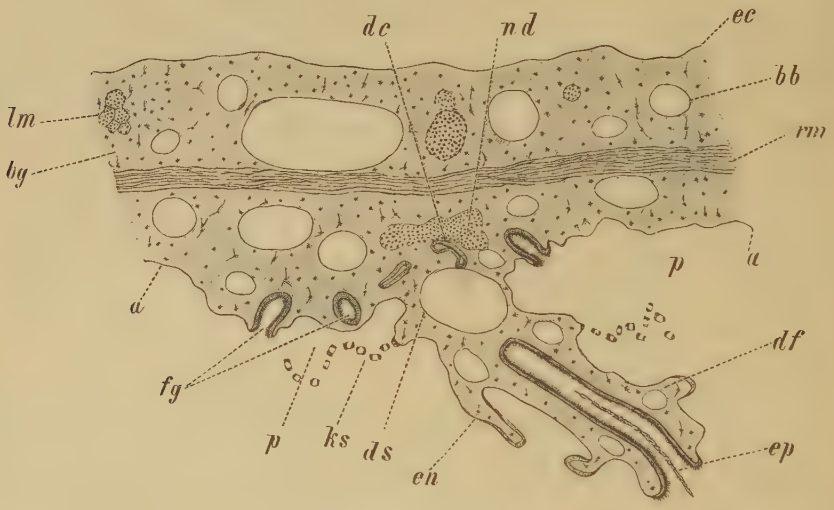
Die an der Bildung des Dorsalseptums sich betheiligenden Peribranchialwände stellen fast stets ein Plattenepithel dar. Nur hin und wieder, gewöhnlich in unmittbarer Nachbarschaft des Darms, werden die kleinen Zellen des Epithels etwas höher, nahezu cubisch. Eine Bewimperung scheint niemals vorzukommen.

Ausser diesem hinter der Cloake gelegenen Dorsalseptum gelangt bei vielen Formen noch ein zweites, als vorderes Dorsalseptum zu bezeichnendes zur Ausbildung. Es liegt, wie der Name andeutet, vor der Cloake, dorsal vom vordersten Kiemendarmabschnitt, und entsteht dadurch, dass die beiden Peribranchialeinstülpungen, nachdem sie zur Cloake dorsal sich vereinigt haben, nach vorn zu jederseits in einen selbstständigen Blindsack auslaufen. Das dorsale Septum, das die vordersten Enden der beiden Peribranchialräume trennt, ist in der Regel nur sehr kurz und zeigt in mehrfacher Beziehung ähnliche Verschiedenheiten wie das hintere. In erster Linie werden die Unterschiede dadurch hervorgerufen, dass mehr oder minder reiche oder spärliche Mengen Bindegewebes, Blutbahnen und Muskelstränge sich zwischen die medialen Dorsalenden der Peribranchialräume einschieben. So findet man z. B. bei *Phallusia mammillata* (siehe Textfigur 118) das Septum ansehnlich breit, während es bei *Styelopsis grossularia* fast gar kein Bindegewebe enthält und, ähnlich wie das Endostylseptum, nur aus den mit einander verklebten epithelialen Peribranchialwänden besteht. Zuweilen erscheint dieses vordere Dorsalseptum dadurch besonders hoch, leistenförmig ausgebildet, dass es sich ventral zu direct in die Dorsalfalte hinein fortsetzt. Während zwischen dem entodermalen Epithel dieser letzteren und dem ektodermalen Peribranchialepithel des Septums an den Stellen, wo rechts

und links die ersten medialen Kiemenspalten durchbrechen, eine scharfe Grenze sich feststellen lässt, besteht eine solche im Bindegewebe nicht, und das Bindegewebe des Septums und der Dorsalfalte erscheinen als ein durchaus einheitliches Gebilde (Textfigur 118).

c) Bei allen Ascidien, bei denen die Peribranchialräume und die Cloake auf den vorderen Leibesabschnitt beschränkt sind und nur den Kiemendarm gürtelförmig umgreifen, während der Verdauungstractus weiter hinten gelegen ist (z. B. unter den Synascidien die Merosomata; vgl. Textfigur 110 *A* u. *B*, p. 448), kommen nur ein dorsales und ventrales Septum vor. Wo aber die Peribranchialräume bis in den hintersten Körperabschnitt reichen und den Verdauungstractus, der zum

Fig. 118.



Querschnitt durch die Region des vorderen Dorsalseptums von *Phallusia mammillata*; äusserer Cellulosemantel und Zoochlorellen sind nicht eingezeichnet. $^{35}/_{1}$.
a = Aeusseres Peribranchialepithel; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *dc* = Flimmergrubencanal; *df* = Dorsalfalte; *ds* = Dorsalseptum; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *en* = Entodermepithel; *ep* = Epibranchialrinne; *fg* = Flimmergruben; *ks* = Kiemenspalten; *lm* = Längsmuskeln; *nd* = Neuraldrüse; *p* = Peribranchialräume; *rm* = Ringmuskulatur.

Theil neben dem Kiemendarm liegt, umschliessen, entwickelt sich zumeist noch ein hinteres Septum, das Hinterwandseptum. Dieses erweist sich als eine directe Fortsetzung der beiden zuerst erwähnten medianen Septa und ist dadurch entstanden, dass die beiden nach hinten zu wachsenden Peribranchialräume in der Medianebene oder nahe dieser hinter dem Kiemendarm an einander stossen und sich mit ihren medialen Wänden an einander legen. In der Regel bleiben aber die Epithelien durch spärliche oder reichere Bindegewebsmassen getrennt, und überdies verläuft in dem Hinterwandseptum der Oesophagus (Textfigur 119) und in manchen Fällen auch theilweise oder ganz der Magen (Textfigur 120),

so dass an den betreffenden Stellen das Septum beträchtlich verdickt erscheint und seine epithelialen Grenzschichten weit aus einander weichen.

Fig. 119.

Querschnitte durch die hintere Körperregion von *Stylopsis grossularia*. $^{32}/_{1}$. *A* ist ein unmittelbar hinter dem Kiemendarmende geführter Schnitt; *B* stammt aus dem hintersten Körperende.

a = Aeusseres Peribranchialepithel; *bg* = Bindegewebe; *c* = Cellulosemantel; *dc* = Endcanal der darmumspinnenden Drüse; *dd* = darmumspinnende Drüse; *ec* = ektodermales Hautepithel; *el* = Eileiter; *gis* = Gastrointestinalseptum; *hs* = Hinterwandseptum; *m* = Magen; *ms* = Magenseptum; *oe* = Oesophagus; *pb* = Parietalbläschen (Endocarps); *pc* = Pericardium; *pl* = linker; *pr* = rechter Peribranchialraum; *is* = äusseres Intestinalseptum; *it* = Intestinum; *r* = Rectum; *rs* = Rectalseptum.

Selbst wenn nur spärliche Mengen Bindegewebe im Septum sich finden, ist dieses fest und resistent genug, um auch in weniger gut conservirten Exemplaren leicht nachweisbar zu bleiben. Fehlt aber das Bindegewebe und besteht das Septum nur aus feinen Plattenepithelien, so reissen diese überaus leicht entzwei, und die Untersuchung giebt oft keine sichere Auskunft, ob ein vollkommenes Septum oder nur einzelne trabekelähnliche Stränge vorhanden waren. Ich möchte glauben, dass bei alten Thieren auch im lebenden, unverletzten Zustand zuweilen eine derartige Auflösung der Septa eintreten kann. Bei alten Individuen von *Botryllus violaceus* z. B. fand ich zumeist nur ein unvollständiges Septum, weil umfangreichere Perforationen eingetreten waren (vgl. Textfig. 120 *A* und *B*). Dadurch wird es unausführbar, den rechten und linken Peribranchialraum überall im hinteren Leibesabschnitt scharf aus einander zu halten; und wie weiter vorn im dorsalen Cloakenraum, fliessen also auch weiter hinten stellenweise die beiden Peribranchialhöhlen in einander.

b. Die Secundärsepten.

Die ganz von Faltungen der Peribranchialwände begrenzten Secundärsepta entstehen dadurch, dass der Verdauungstractus, wenn er auf frühen embryonalen Stadien vom Kiemendarm durch Ausstülpung sich bildet, von der inneren Peribranchialwand nach Art eines peritonealen Ueberzugs umhüllt wird. Dabei legt sich der epitheliale Ueberzug nicht vollkommen dicht an das Darmepithel an, sondern zwischen beiden ruht trennendes Mesenchymgewebe, das von kleineren Blutbahnen durchsetzt ist. Gewöhnlich ist dieses Bindegewebe sowohl mit der Darmwand wie mit dem Peribranchialepithel so innig verwachsen, dass ein Freipräpariren der einzelnen Schichten gar nicht oder nur schwer ausführbar ist, und daher hat man vielfach in älteren, freilich auch noch in ganz neuen Schriften Mesenchym und epithelialen Ueberzug dem Darmcanal zugerechnet und diesen als dreischichtig bezeichnet (vgl. hier Textfiguren 119 und 120). Ausser diesen vom Peribranchialepithel stammenden Septenbildungen kommen bei manchen Ascidien (*Ciona*) auf den ersten Anblick ganz ähnlich erscheinende, den Verdauungscanal umhüllende Epithelfaltungen und Septa vor, die aber einen ganz anderen Ursprung und daher eine andere Bedeutung haben. Sie sind im folgenden Kapitel in dem den Perivisceralraum behandelnden Abschnitt näher beschrieben, und es wird sich dort zeigen, dass die Höhlung, in der die Eingeweide grösstentheils liegen, von membranartigen Epithelien umgrenzt wird, die vom entodermalen Kiemendarm aus entstanden sind. Es lag zwar die Annahme nahe, dass bei Botrylliden und gewissen Cynthideen (*Styelopsis*) die ähnlich erscheinenden Faltungen eines Plattenepithels auch in der gleichen Weise sich bilden möchten wie bei *Ciona*, bei der die Ontogenie genau untersucht ist, allein aus dem Bau der ganz entwickelten Thiere lässt sich das nicht feststellen, und die den Darm umhüllenden Epithelien gehören den Peribranchialwänden zu.

Diese secundären Septen verhalten sich in den verschiedenen Ascidiengruppen sehr verschieden, und im Wesentlichen werden ihr Auftreten und Verlauf durch die Lage und Beschaffenheit des Darms bedingt. In der vorliegenden Literatur finden sich über sie nur ausnahmsweise genauere Angaben, so dass ich ausser Stande bin, hier verschiedene Typen der Septenausbildung aufzustellen, und mich darauf beschränken muss, die wichtigsten Faltungen anzuführen.

Da der Oesophagus zumeist in der Medianebene oder dieser nahe verläuft, liegt er in dem primären Hinterwandseptum eingeschlossen. Er kann dabei bald die eine, bald die andere Peribranchialwand stärker vorwölben, ohne aber noch ein besonderes, von dem Primärseptum entspringendes secundäres zu erzeugen. Nur sein hinterstes Ende tritt, je nach der Lage der Darmschlinge, rechts oder links aus dem Hinterwandseptum hervor und in das den Magen umschliessende Magenseptum (mésogastre Julins') ein.

Wenn der Magen der Medianebene noch sehr nahe liegt, ist ein besonderes Magenseptum noch gar nicht ausgebildet oder nur kaum angedeutet als eine mehr oder minder weit in den Peribranchialraum vorspringende Ausbuchtung des Primärseptums (Textfigur 120). Ist aber der Magen stärker seitlich verschoben, so tritt auch das Magenseptum als eine besondere Bildung, durch die der Magen am Primärseptum befestigt wird, immer mehr hervor (Textfigur 119 *A*). Seine Länge variirt; zuweilen erstreckt es sich nur über einen Theil der Magenlänge, zuweilen greift es auf den Mitteldarm, beziehungsweise das Intestinum über. Es bleibt ungewiss, ob ein kurzes Magenseptum immer nur aus eingetretenen Resorptionsvorgängen zu erklären ist, oder überhaupt nur in geringer Ausdehnung angelegt worden und nicht gewachsen ist.

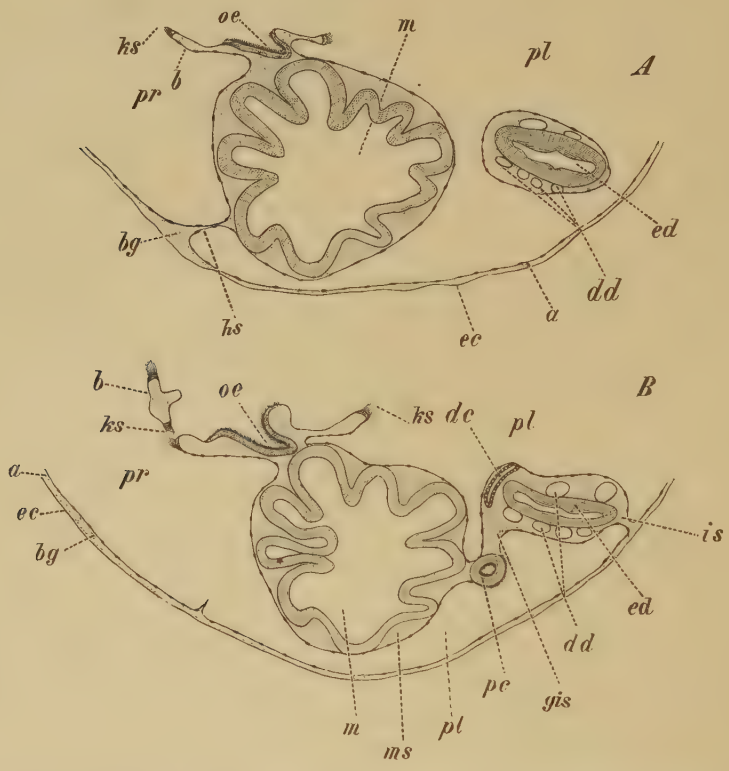
So wie das Magenseptum den Magen, befestigt das Rectalseptum den Enddarm am primären Dorsal- oder Hinterwandseptum. Verläuft, wie es allerdings sehr häufig vorkommt, das Rectum ziemlich genau in der Medianebene, so gehört es ganz in den Bereich des Primärseptums, zuweilen in ähnlicher Weise, wie es der Oesophagus thut, unsymmetrische Hervorwölbungen hervorrufend. Oft aber liegt der ganze Endabschnitt des Darmes nur im Bereiche des einen — meist des linken — Peribranchialraums, ganz von einer Falte der medialen Wand umhüllt und an dieser durch ein Septum befestigt (Textfigur 119 *A*). Dieses Rectalseptum kann sich recht weit auf den vorderen Theil des Enddarms und Intestinums erstrecken und bei zunehmender Entfernung des Darmschlauchs von der Medianebene eine immer ansehnlichere Breite gewinnen (Textfigur 119 *B*).

Zwischen dem Magen und dem Intestinalast der Darmschleife breitet sich das Gastrointestinalseptum aus (ligament intestino-pylorique von Lacaze-Duthiers und Delage). In ihm verläuft das Pyloruscoecum und der Canal der darmumspinnenden Drüse, der von Bindegewebe und Blutbahnen umgeben wird. Dieses Septum scheint überall

nur kurz zu sein und im Bereiche des vordern Magenabschnitts zu fehlen (vgl. Textfiguren 120 *A* und *B*).

Von grosser Wichtigkeit ist das Intestinalseptum (mesentère Julins'), das den ganzen aufsteigenden Ast der Darmschleife oder mindestens seinen grössten Theil an der Leibeswand befestigt. Sein oft nicht ganz leicht zu erkennender Verlauf hängt eng mit der Gestalt der Darmschlinge zusammen. Das Septum ist oft sehr zart, von nur sehr

Fig. 120.



Frontale Längsschnitte durch den hinteren Körperabschnitt von *Botryllus violaceus*. $^{85}/_{1}$. *a* = Aeussere, *b* = innere Peribranchialwand; *bg* = Bindegewebe; *dc* = Endcanal der darmumspinnenden Drüse; *dd* = darmumspinnende Drüse; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *ed* = Enddarm; *gis* = Gastrointestinalseptum; *hs* = Hinterwandseptum; *is* = Intestinalseptum; *ks* = Kiemenspalten; *m* = Magen; *ms* = Magenseptum; *oe* = Oesophagus; *pc* = Pyloruscoecum; *pl* = linker, *pr* = rechter Peribranchialraum.

spärlichem Bindegewebe durchsetzt, gleichzeitig aber zuweilen ziemlich breit (Textfigur 119). Auch im lebenden Thiere scheinen sich im Alter häufiger Perforationen zu entwickeln, und bei der Conservirung reissen überdies leicht auch vollständige Ligamente ein. Möglicher Weise wird aber vielleicht auch bei manchen Formen das Intestinalseptum überhaupt nicht als eine vollkommen einheitliche, zusammenhängende Lamelle angelegt.

Ausser diesen mit dem Darmtractus zusammenhängenden Septenbildungen treten noch andere Faltungen der Peribranchialwand auf, die sich septenähnlich gestalten. Ueberall, wo die Geschlechtsorgane im Bindegewebe der Leibeswand neben den Peribranchialräumen entstehen und deren Aussenwandungen, von denen sie umhüllt werden, vor sich hertreiben, entwickeln sich Bildungen, die als Genitalsepta bezeichnet werden können. Ihre Gestalt steht in vollster Abhängigkeit von der der Geschlechtsdrüsen und erweist sich daher überaus mannigfaltig. Sind zahlreiche isolirte Geschlechtsorgane vorhanden, so finden sich auch zahlreiche meist birnförmige Septa (Figur 5, Tafel VIII); sind die ersteren traubenförmig, so sind es auch die letzteren. Bei *Styelopsis* bildet sich ventral rechts aus der äusseren Peribranchialwand ein bandförmiges Genitalseptum, weil die Zwitterdrüse sehr lang cylinderförmig gestaltet ist und, umgeben von Bindegewebe und dem Epithelüberzug, sich tief in die rechte Peribranchialhöhle einsenkt (Fig. 1, Taf. XXII).

Im Anschluss an die Darstellung der von den Peribranchialwänden gebildeten primären und secundären Septen muss an dieser Stelle auf eine eigenartige Septenbildung hingewiesen werden, die bei *Ciona* auftritt und mit der Entwickelung der Perivisceralhöhle im hinteren Körperabschnitt im Zusammenhang steht. Die Vorderwand dieser aus einer paarigen Ausstülpung des Kiemendarms entstandenen Perivisceralhöhle legt sich ziemlich dicht an die Hinterwände der Peribranchialräume an, nur durch sehr spärliche Bindegewebsmasse von diesen getrennt. So entsteht das quer verlaufende Peritonealseptum oder die Peritoneallamelle (lame péritonéale Roule's). Dieses Septum hat eine ganz bedeutende Ausdehnung (siehe Textfigur 123, p. 517) und setzt sich aus drei Schichten zusammen, von denen nur die vorderste vom ektodermalen Peribranchialepithel gebildet wird. Die Mittellage ist mesodermalen Ursprungs, die hintere wird vom flachen Epithel der vorderen Perivisceralhöhlenwandung dargestellt.

2. Die Trabekel.

Die Trabekel wurden schon von Savigny beobachtet und richtig gedeutet als „ligamens servant à fixer les branchies à la tunique charnue". Sie stellen röhren- oder balkenförmige Gebilde dar, die die Peribranchialräume und die Cloakenhöhle durchsetzen, indem sie sich zwischen der äusseren und inneren Wand dieser Höhlungen ausspannen. Sie entwickeln sich, worauf schon oben (p. 427) hingewiesen wurde, nicht nur von der äusseren ektodermalen Kiemenwand oder dem inneren Peribranchialepithel aus, sondern auch die äussere Peribranchialwand betheiligt sich an ihrer Bildung. Wie weit der Antheil der einen und der anderen Schicht reicht, lässt sich nicht feststellen. Am äusseren und inneren

Ende des ausgebildeten Trabekels ist kein constanter Unterschied des Epithels wahrzunehmen, der auf den Ursprung aus dieser oder jener Peribranchialwand hindeuten würde, und auch die Untersuchung der Embryonalentwickelung hat bisher keine sichere Entscheidung gebracht. Die vergleichend anatomische Betrachtung der verschiedenen Ascidien lehrt uns eine vollständige Reihe verschiedener Ausbildungsstufen der Trabekel kennen, die mit ausserordentlich einfachen Stadien anhebt und mit ziemlich complicirten abschliesst.

Im einfachsten Fall bildet der ganze Trabekel einen feinen Zellstrang, der die beiden Peribranchialwände verbindet. Gewöhnlich erstreckt er sich in einer geraden Linie, wenigstens im voll ausgestreckten Thier; wenn aber bei starker Contraction der Leibesmuskulatur das Volumen des Peribranchialraumes sich verändert und seine Wände sich nähern, erhält er Ein- und Ausbuchtungen und erscheint geknickt und gebogen. Da, wo der Trabekel sich den Peribranchialwänden verbindet, erweitert sich der Strang trichterförmig zu einer Röhre, die allmählich, ohne scharfe Grenzen in das Peribranchialepithel übergeht (Fig. 4, Taf. XXII).

Am häufigsten, wenigstens bei den kleineren Arten, stellt der ganze Trabekel eine dünne Röhre dar, deren Wand von einem feinen Plattenepithel gebildet wird. Das Lumen ist nicht immer an allen Stellen gleich weit, stets aber sehr eng, oft nur so fein, dass die Blutzellen kaum hindurchtreten können. An beiden Enden des Trabekels erweitert es sich trichterartig, um in die Blutbahnen des Kiemendarms beziehungsweise der Leibeswand überzugehen (Fig. 3, Taf. XXII).

Oft erscheint der Trabekel, obwohl er noch im Wesentlichen auf der gleichen Ausbildungsstufe steht, beträchtlich grösser und stärker. Sein Epithel ist dicker, stellenweise cubisch und selbst cylindrisch, sein Lumen weiter, und überdies liegt an der Innenseite der Wand eine feinere oder dickere Gallertschicht, die die centrale Blutbahn umgrenzt (Fig. 5, Taf. XXII). Zunächst scheinen Bindegewebszellen in dieser Gallerte noch vollständig zu fehlen, und nur bei den Arten, bei denen die Gallertmasse verhältnissmässig reich entwickelt ist, gewinnt sie das Aussehen eines zellenhaltigen homogenen oder faserigen Bindegewebes.

Bei den grösseren Monascidien (*Phallusia*, *Ascidia*) erlangen die Trabekel einen viel complicirteren Bau. Die epitheliale Aussenwand wird stellenweise zu einem ansehnlich dicken Cylinderepithel, das aber bei aller Mächtigkeit stets seine Einschichtigkeit bewahrt, während sich an anderen Orten noch cubische und ziemlich flache Zellen finden. Vor allem ist es aber das Mesenchym, das eine reichere Differenzirung erkennen lässt. Neben meist nur spärlichen Bindegewebszellen treten Muskelstränge auf, deren Anordnung und Verlauf zahlreiche Modificationen zeigen. Oft beobachtet man nur längs verlaufende Muskelzüge, selten nur circuläre; in den besonders grossen Trabekeln treten beide Arten auf, häufig in ganz regelmässiger Gruppirung: eine äussere dickere, eine innere zartere Ringmuskelschicht, dazwischen regelmässig verlaufende,

sehr mächtige Längsfaserzüge. Da, wo das Mesenchym ein derartig complicirtes Aussehen zeigt, trifft man auch in der Regel ausser einer grösseren centralen Blutbahn zahlreiche kleinere, die in unregelmässiger Vertheilung zwischen den Muskelsträngen verlaufen (Fig. 6, Tafel XXII, Textfigur 106 *A*, p. 435).

Diese verschiedenen Typen der Trabekel sind durchaus nicht immer bestimmten Arten oder gar Gattungen eigenthümlich, sondern neben den grossen, höchst entwickelten trifft man in demselben Thier fast immer auch einfacher gebaute, die von den andern mehr oder minder weit verschieden sind, zuweilen sogar den primitivsten Typus aufweisen. Daraus ergiebt sich schon, dass diesen Gebilden für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien unter einander eine erheblichere Wichtigkeit nicht zukommt.

Die Gestalt der Trabekel ist nicht immer einfach röhrenförmig oder an beiden Enden trichterförmig erweitert. Bei *Pelonaca* sind die Trabekel pyramidenähnlich, die breite Basis der Kiemenwand verbunden, das feine Ende mit der äusseren Peribranchialwand verwachsen, und bei gewissen Contractionen der Muskeln der Kieme bilden sich eigenthümliche, von der Basis der Trabekel ausgehende, scharfkantige Faltungen an der Kiemenwand, die Forbes als beständige Gebilde betrachtet hat, während sie nach Kupffer (1874) im ausgestreckten Thier gänzlich fehlen. Zuweilen erscheint umgekehrt das äussere Trabekelende beträchtlich erweitert, an der Basis krausenartig gefaltet. Mitunter ist der Grund davon der, dass ein Trabekel aus einem Parietalbläschen so entspringt, dass dieses von dem ersteren nicht scharf abzugrenzen ist und wie sein erweiterter, umgeformter Aussentheil erscheint.

Die Anordnung und Vertheilung der Trabekel im Peribranchialraum sind häufig sehr regelmässig, indem die grösseren und stärkeren Organe ausnahmslos an den breiten Quergefässen erster und manchmal auch zweiter Ordnung der Kiemen entspringen und daher in Querreihen stehen. Sind neben den grossen Trabekeln noch kleinere vorhanden, so können auch diese in denselben Querreihen angeordnet sein; zumeist aber verbinden sie sich mit den interspiracularen Transversalgefässen 3. Ordnung oder auch, ganz unregelmässig angeordnet, mit verschiedenen interspiracularen Längsgefässen des primären Gitterwerks der Kieme.

Zuweilen entspringen mehr oder minder regelmässig gruppirte Trabekel unmittelbar am Anusrand, durchsetzen den Cloakenraum, um auf diese Weise das Rectalende besonders an der Leibeswand zu befestigen (*Polycarpa tuberosa*).

Die physiologische Bedeutung der Trabekel ist eine zweifache. Zunächst dienen sie, wie schon oben (p. 427) für die kleinen, nur die Leitfalten der Kieme durchsetzenden Balken angedeutet worden ist, als Stützorgane, die bestimmt sind, die Peribranchialräume klaffend zu erhalten, indem sie eine Annäherung ihrer Wände erschweren. Daher trifft man sie besonders häufig in den Theilen der Peribranchialräume

und der Cloake, in welchen bei Synascidien und manchen Monascidien die Eier und Embryonen ihre Entwickelung durchlaufen, denn diese müssen vor dem Druck der umgebenden Organe, der bei den Contractionen der Leibesmuskulatur ausgeübt wird, nach Möglichkeit geschützt werden. In einer sehr anschaulichen Weise zeigen diese Verhältnisse die als Bruträume functionirenden Peribranchialabschnitte der *Clavelina* und *Styelopsis*, bei denen Embryonen, geschwänzte Larven und gelegentlich sogar kleine festsitzende Larvenstadien zwischen einem Trabekelgerüst gesichert ruhen.

Während die soliden strangförmigen Trabekel lediglich diese Aufgabe als Stützorgane zu erfüllen haben, tritt für die hohlen, röhrenförmigen als eine zweite Function die hinzu, dass sie als Blutleiter dienen. Die Blutbahnen, die sie enthalten, stellen auf den kürzesten Wegen Verbindungen zwischen den Gefässen der Leibeswand und denen der Kieme her und sind daher auch stets von einem bald in dieser, bald in jener Richtung fliessenden Blutstrom durchsetzt. Französische Forscher haben daher die Trabekel auch „trabecules vasculaires“ oder „sinus dermato-branchiaux“ (Roule) genannt.

3. Die Endocarpen oder Parietalbläschen.

Bei Cynthideen und einigen Ascidiiden und Polystyeliden (z. B. *Goodsiria pedunculata*, *G. coccinea*, *Synstyela incrustans*) bilden sich an der äusseren Peribranchialwand sehr verschieden gestaltete, in die Peribranchialhöhle hineinragende Organe aus, die zuerst von Kupffer (1874) als Endocarpen bezeichnet wurden. Gesehen hat sie zwar schon Savigny, denn er beobachtete, dass bei gewissen Cynthideen neben den die Geschlechtsproducte enthaltenden Bläschen zahlreiche andere vorkämen, die gefaltete, schlaffe Wandungen zeigten und weder Eier noch Spermatozoen enthielten. Kupffer's Bezeichnung hat sich bald eingebürgert und wird von deutschen und englischen Autoren fast ausnahmslos angewendet. Roule nannte die in Frage stehenden Gebilde vésicules du derme, Lacaze-Duthiers und Delage führten den sehr zutreffenden Namen Parietalbläschen, vésicules pariétales, ein.

Der Bau der Parietalbläschen ist im Wesentlichen überall der gleiche: eine Einstülpung der äusseren Peribranchialwand bildet die äussere epitheliale Begrenzung, eingewuchertes Bindegewebe und Blutbahnen erfüllen das Innere des Organs. Verschieden hohe Ausbildungsstufen werden demnach einmal durch das Verhalten des Epithels und zweitens durch die Beschaffenheit des Mesenchyms bedingt.

Im einfachsten Fall sind die Endocarpen kleine, zapfenförmige Ausstülpungen, die nahezu ganz glatte oder nur wenig gerunzelte Wandungen besitzen, nur sehr spärliches Bindegewebe enthalten und meist nur eine centrale Blutbahn führen. Diese letztere stellt einen Seitenzweig oder eine lacunäre Erweiterung einer Blutbahn der Leibeswand dar und ist im contrahirten Thier gewöhnlich mit Blutzellen und Flüssigkeit prall

gefüllt (*Ascidia mentula*, *Phallusia*). Die Epithelwand gleicht histologisch durchaus dem übrigen Peribranchialepithel, nur dass sie gelegentlich aus ein wenig dickeren und etwas höheren Zellen zusammengesetzt erscheint. Diese winzigen Parietalbläschen sind oft kaum von solchen Einfaltungen zu unterscheiden, die vorübergehend lediglich durch besonders starke Leibescontractionen hervorgerufen werden. Sie gleichen in hohem Maasse den Papillen, die bei *Phallusia* und anderen Ascidien im vordersten Kiemendarmabschnitt auftreten und die oben (p. 327) beschrieben wurden.

Complicirter gestalten sich die Endocarpen, wenn die Peribranchialeinstülpung umfangreicher wird und sich in einfachere oder krausenartig gewundene Falten legt. Das Aussehen des Epithels wechselt dann an den verschiedenen Stellen, indem die Zellen mehr oder minder flach, cubisch oder auch cylindrisch sein können. Vor allem aber zeigt das Verhalten des Mesoderms und der Gefässe in den Parietalbläschen grosse Verschiedenheiten, und zwar betreffen die Unterschiede meist auch die verschiedenen Gebilde eines Thieres. Die Menge des eingewucherten Bindegewebes ist je nach der wechselnden Grösse der Endocarpen sehr variabel, stets aber, und zwar besonders in den grossen Organen, erscheint die Masse locker, schwammartig, in Folge der zahlreichen Blutbahnen. Diese stellen ein lacunäres, nur stellenweise von einem Endothel begrenztes, mehr oder minder reich verästeltes Röhrensystem dar, das hin und wieder bläschenartige Erweiterungen aufweist (Fig. 7 u. 9, Taf. XXII). Man wird nicht leicht zwei Endocarpen auffinden, die in allen Details einander vollkommen gleichen.

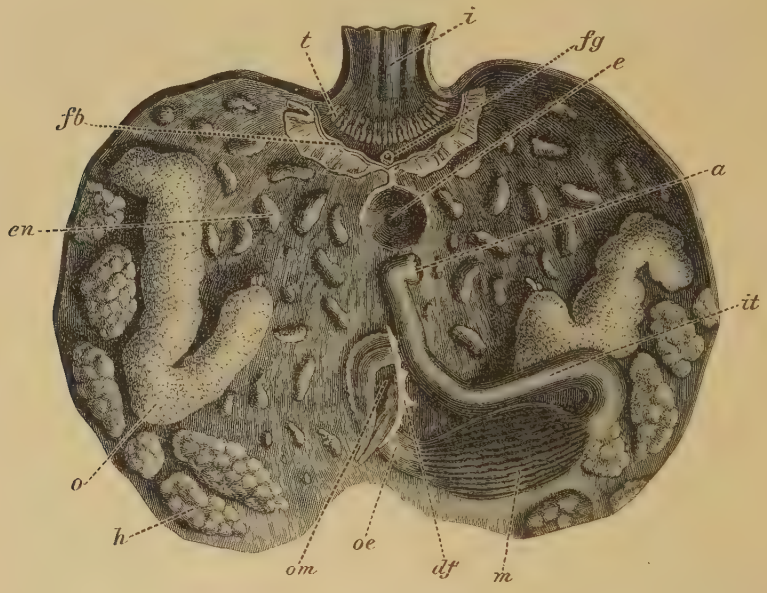
Die Gestalt der Parietalbläschen zeigt, wie schon aus der Darstellung des histologischen Baues hervorgeht, sehr beträchtliche Verschiedenheiten, selbst in ein und demselben Thiere. Vorherrschend ist die birnförmige; das Organ gleicht dann einer gestielten Blase, die auf dünnem Stiel der Leibeswand aufsitzt. Das freie, kolbenförmige Ende weicht häufig von einer kugelähnlichen oder eiförmigen Grundform sehr erheblich ab; es gestaltet sich kammförmig geradgestreckt oder ziemlich erheblich gekrümmt, wurst- oder bohnenförmig und ist dann an der Basis meist nur wenig eingeschnürt. Zuweilen erhebt es sich auch keulenförmig über die Peribranchialwand und erinnert dann an eine erst unvollkommen entwickelte Endocarpbildung (z. B. *Polycarpa rustica*). Hin und wieder platten sich die Organe mehr oder minder stark ab und erhalten fast blattähnliche Gestalt (*Styela aggregata*, *Dendrodoa lineata*). Manchmal zerfallen sie in eine Anzahl unvollkommen getrennter Lappen (vgl. für *Cynthia papillosa* Fig. 9, Taf. XXII) und erscheinen selbst traubenförmig.

So wie die Gestalt variirt auch die Grösse der Parietalbläschen. Die kleinsten, am primitivsten gebauten messen nur geringe Bruchtheile eines Millimeters und sind mit dem blossen Auge kaum wahrzunehmen. Aber schon da, wo sie nur 0,5—1 mm gross sind, fallen sie sofort bei der Präparation auf (*Cynthia sigillata*, *Forbesella tesselata*, *Styela variabilis*, *Polycarpa tuberosa*, *Stolonica aggregata*, *Heterocarpa glomerata*),

um so mehr natürlich, wo sie 1 mm überragen (*Styela armata*) und 2 oder 3 mm (*Polycarpa varians, P. rustica*) und selbst mehr als 4 mm (*Microcosmus spinosus*) messen.

Die Parietalbläschen treten manchmal schon durch eine besondere Färbung hervor. Zumeist sind sie freilich wenig auffallend getönt, grau oder auch ziemlich hell, fast weiss (*Polycarpa comata*). Sind aber alle oder fast alle anderen Organe abweichend gefärbt, z. B. roth, wie bei *Styela armata* (Textfigur 121), so werden die grauen Endocarpen natürlich besonders hervortreten müssen. Zuweilen unterscheiden sich die Parietalbläschen nur wenig von den Geschlechtsorganen, so dass sie von älteren Autoren mit diesen verwechselt werden konnten, meist aber sind sie dem Kundigen leicht kenntlich.

Fig. 121.



Anatomie der *Styela armata* nach Entfernung des Kiemendarms. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage). $^5/_1$.

a = Anus; *df* = Hinterende der Dorsalfalte; *e* = Egestionsöffnung; *en* = Endocarps; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *h* = Hoden; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *m* = Magen; *o* = Ovarium; *oe* = Oesophagus; *om* = Eingang in den Oesophagus; *t* = Mundtentakel.

Die Organe können überall im ganzen Bereich der Peribranchialräume und der Cloake vorkommen; sie fehlen auch oft nicht in der unmittelbaren Umgebung der Egestionsöffnung, manchmal sitzen sie gerade hier, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch besonders zahlreich (*Dendrodoa glandaria, Stycla rustica*). Manchmal finden sie sich allerdings auch wieder hauptsächlich im hintersten, hinter der Kieme gelegenen Abschnitt (*Dendrodoa lincata*) oder zwischen den Geschlechtsdrüsen (*Stycla*

aggregata). Oft scheinen sie annährend gleichmässig über die ganze äussere Peribranchialwand vertheilt zu sein (Textfigur 121); nur hin und wieder an diesen oder jenen, bei den verschiedenen Individuen einer Art wechselnden Stellen beobachtet man eine dichtere Gruppirung.

Die Zahl der Parietalbläschen schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen. Sehr selten ist sie so gering, dass sie nur ungefähr ein Dutzend beträgt oder sogar noch weniger (*Forbesella tesselata*). Zumeist steht die Anzahl der Organe in umgekehrtem Verhältniss zu ihrer relativen Grösse. Sind die Endocarpen im Vergleich zum Gesammtkörper gross, so sind sie fast immer nicht sehr zahlreich. Auch 50—60 Bläschen in einem Thier gelten nur als geringe Zahl (*Microcosmus spinosus*), und auch etwa 100 (*Styela armata, Styelopsis grossularia*) wird man nicht gerade viel nennen dürfen. Bei *Polycarpa varians* steigt die Zahl auf über 200, bei *Cynthia sigillata* auf mehr als 300, und zuweilen finden sich 400 und noch mehr kleine Endocarpen in einem Thier (*Styela variabilis*).

Die individuellen Unterschiede der Endocarpenzahl sind stets erheblich, am bedeutendsten natürlich da, wo normaler Weise besonders viel Bläschen zur Ausbildung gelangen.

Mehrfach hat man den Parietalbläschen eine hohe systematische Bedeutung beigemessen, und auch Kupffer erklärt: „für die Systematik bieten die Endocarpen einen wichtigen Anhaltspunct.“ Indessen glaube ich doch, dass bei der ausserordentlichen Variabilität der Grösse und auch Gestalt der Organe in einem Thier, der Zahl bei den verschiedenen Individuen einer Species, dieses Merkmal nicht überschätzt werden darf. Sind die Unterschiede nicht sehr erheblich und durchgreifend, so wird man wohl fast immer mit individuellen Variationen zu rechnen haben; sind sie es, so wird man vielleicht nicht weiter gehen dürfen, als eine besondere Varietät aufzustellen, denn eine neue Art oder gar Gattung wird meines Erachtens den Nachweis noch anderer unterscheidenden Merkmale fordern. Berechtigt erschiene freilich die Einführung einer neuen Species, wenn die Endocarpen vollständig fehlten, während sie sonst bei der verwandten Art ausnahmslos sich finden; ich glaube aber nicht, dass in einem solchen Fall nicht auch noch andere Unterschiede im Bau vorhanden sein werden.

Als Gattungsmerkmale kommen die Parietalbläschen nicht in Betracht, denn bei verschiedenen Species eines Genus können sie vorhanden sein oder fehlen. Viele *Cynthia* (*C. morus*) haben keine Endocarpen, andere (*C. sigillata*) besitzen sie; in der Gattung *Polycarpa* finden sie sich fast immer, bei *Polycarpa tenera, P. anguinea* Sluit. fehlen sie.

Lange Zeit glaubte man das Vorkommen von Parietalbläschen auf die Familie der Cynthiidae beschränkt. Heller (1874) hat zuerst die gleichen Gebilde bei Ascidiiden (*Ascidia mentula*) nachgewiesen, und sie finden sich mehrfach in dieser Gruppe, allerdings immer nur auf sehr primitiver Ausbildungsstufe. Sie sind hier selbstständig und ganz un-

abhängig von den Cynthideen aufgetreten. Das Gleiche gilt für die Polystyeliden.

Die physiologische Bedeutung der Parietalbläschen ist sehr verschieden beurtheilt worden und bis auf den heutigen Tag in einer allgemein befriedigenden Weise nicht aufgeklärt. Von den älteren Autoren hat Savigny die Endocarpen bei *Cynthia papillata* und bei der *Cynthia pomaria*, die Heller nur für eine Varietät seiner *Polycarpa varians* hält, von den Geschlechtsorganen wohl unterschieden und als „vésicules gélatineuses attachées aux parois internes de la tunique" bezeichnet; bei der *Styela canopus* aber hat er die Parietalbläschen von den Hodenfollikeln nicht abzugrenzen vermocht und beide als „excroissances diverses", deren Bedeutung unbekannt sei, zusammengefasst. Solche Verwechselungen scheinen bei *Styela* und *Polycarpa* mehrfach begangen worden zu sein, und es lässt sich in der That auch nicht in Abrede stellen, dass zwischen Parietalbläschen und gewissen Geschlechtsdrüsen (Polycarpen), die in Rückbildung begriffen sind und ihren Inhalt entleert haben, manche Aehnlichkeiten bestehen. So konnten noch letzthin Lacaze-Duthiers und Delage darüber im Zweifel sein, ob die von ihnen bei *Forbesella tesselata* beobachteten Körperchen abgelöste Hodenläppchen oder Parietalbläschen seien. Diese letzteren sind zuweilen deshalb leicht zu verkennen, weil sie in alten Thieren von der Peribranchialwand sich vollkommen abschnüren und frei in der Peribranchial- und Cloakenhöhle liegen können (*Styelopsis grossularia* nach Julin).

Wenn nunmehr auch die Thatsache sicher steht, dass die Endocarpen in ihrer Function sich von den Geschlechtsorganen ganz verschieden verhalten, da sie niemals Geschlechtszellen führen, so fehlt es doch nicht an Stimmen, die eine gewisse morphologische Gleichwerthigkeit beider Organe behaupten. Eine solche Auffassung stützt sich darauf, dass sehr oft die Hodenläppchen oder auch die kleinen Zwitterdrüsen, die sog. Polycarpen, aus dem bindegewebigen Mesoderm der Leibeswand entstehen und, so wie die Endocarpen, von dem äusseren Peribranchialepithel umschlossen, in die Peribranchialräume hineinragen. Lacaze-Duthiers und Delage sind der Ansicht, dass die Geschlechtsdrüsen und Parietalbläschen aus im Bau vollkommen übereinstimmenden, homologen embryonalen Anlagen hervorgehen, weiterhin aber nach zwei verschiedenen Richtungen hin sich fortentwickeln. Auch Roule (1885) hält beiderlei Organe für homologe Gebilde.

Nachdem man erkannt hatte, dass die Endocarpen keine Geschlechtszellen produciren, musste man ihre physiologische Bedeutung in einer anderen Richtung suchen. Der histologische Bau schien es nahe zu legen, den Bluträumen in den Parietalbläschen die grösste Wichtigkeit beizumessen. Darauf beruht die Auffassung Kupffer's, dass die Endocarpen bestimmt sind, dem durch die Contraction der Hautmuskeln namentlich aus der Leibeswandung verdrängten Blut Abflussräume zu bieten. Daher beobachtet man beim Eröffnen einer lebenden, stark contrahirten

Cynthidee die zwischen den grossen Körpermuskeln in der Leibeswand verlaufenden Blutgefässe ziemlich arm an Blutflüssigkeit, die Lacunen der Endocarpen dagegen erweitert und prall gefüllt. Damit verträgt sich sehr gut die Ansicht Heller's (1877), dass die Anwesenheit der Endocarpen eine zu starke Stauung des Blutes in einzelnen Gefässbezirken verhindere und ein Ausweichen der Blutströme in diesen seitlichen Divertikeln ermögliche.

Dass die Parietalbläschen als Bluträume führende Organe eine gewisse Bedeutung in dem von Kupffer angedeuteten Sinne haben dürften, ist sehr wahrscheinlich. Wichtiger scheinen sie mir aber aus einem anderen Grunde zu sein, wenn man freilich auch ihre physiologische Bedeutung, alles in allem genommen, nicht gerade sonderlich hoch anzuschlagen hat; das möchte sich schon daraus ergeben, das manchen Species bestimmter Gattungen die Organe durchaus fehlen, ohne dass daraus der geringste Nachtheil für sie zu erwachsen scheint. Wie schon Herdman (1882) für die Gattung *Polycarpa* ausführte, scheinen hier die Endocarpen hauptsächlich zum Schutze für die Geschlechtsorgane zwischen diesen zur Entwickelung gelangt zu sein, und ähnlich äussern sich Lacaze-Duthiers und Delage. Diese Forscher glauben, dass die Endocarpen als eine Art elastischer Polster dienen, die die Kiemenwand bei starken Contractionen der Muskulatur stützen und verhindern, sich fest an die Leibeswand anzulegen. Auf diese Weise bleiben stets die Peribranchialhöhlen wenigstens als ein schmaler Spaltraum erhalten und die Athmungsthätigkeit ununterbrochen. Das scheint mir durchaus zutreffend zu sein, und ich möchte nur hinzufügen, dass die Parietalbläschen zum Theil die Stelle der Trabekel vertreten, wenngleich diese letzteren besser als jene die Aufgabe erfüllen können, den Kiemendarm zu stützen und die Peribranchial- und Cloakenräume klaffend zu erhalten. Morphologisch entsprechen die Endocarpen nur den äusseren Abschnitten der Trabekel, da die Kiemenwand sich an ihrer Bildung in keinem Fall betheiligt und sie durchaus vom äusseren Peribranchialepithel umschlossen werden.

4. Die Cloakal- und Pharyngealdrüsen.

Bei *Styela aggregata* var. *americana* (= *Cynthia partita* Stimpson) hat Metcalf (1900) eigenartige Drüsencanälchen beschrieben, die regellos über die ganze Oberfläche des Cloakenraums und des vordersten Kiemendarmabschnittes vertheilt sind. Die Drüsen stellen entweder einfache, schlauchförmige oder am blinden Ende gegabelte Ausstülpungen des Epithels dar, die in das Bindegewebe der Leibeswand hineinragen und mit kleinen Ostien in den Pharynx beziehungsweise in die Cloakenhöhle sich öffnen. Die Canalwand ist nicht an allen Stellen einschichtig, sondern über weite Strecken hin erfolgt oft eine lebhafte Zellwucherung und eine Auflösung der epithelialen Wandungen in vielschichtige, unregelmässige, lockere Zellhaufen, deren Elemente so wie die an den

anderen Stellen der Canälchen secretorische Bedeutung zu haben scheinen. Dieses Proliferiren der Canalwände erinnert lebhaft an die Bildung der Neuraldrüse aus der Wand des Flimmergrubencanals, wie sie in sehr primitiver Form *Julinia* zeigt (s. oben p. 311). So wie es häufig bei der Neuraldrüse zu beobachten ist, bilden auch die Wucherungen der Cloakaldrüsenwände eine spongiöse, drüsige Masse. In ihrem Bau stimmen die in die Cloakenhöhle und in den Pharynx einmündenden Schläuche durchaus überein.

Die physiologische Bedeutung dieser Organe ist unsicher. Andeutungen über die Beschaffenheit des Secrets fehlen; ist ein solches überhaupt vorhanden, so dürfte es leichtflüssig und fast wasserhell klar sein, denn sonst hätte es wohl wahrgenommen werden müssen. Für die Verdauung könnte das Secret kaum von Wichtigkeit sein, denn die Einmündung von Drüsen, die Verdauungssecrete liefern, in die Cloakenhöhle wäre unverständlich, da sich hier nur noch die Kothballen, aber nicht mehr resorptionsfähige Stoffe finden. Metcalf glaubt, dass die Cloakendrüsen eine ähnliche Function ausüben, wie die Neuraldrüse, deren physiologische Bedeutung er aber für ganz unsicher hält. Wenn er das Auftreten der Drüsencanälchen in der Pharynx- und Cloakenwand aus der Mächtigkeit der Leibesmuskulatur dieser *Styela* zu erklären sucht, so ist daran zu erinnern, dass zahlreiche andere Monascidien einen nicht minder entwickelten Hautmuskelschlauch tragen, ohne diese Drüsen zu besitzen.

5. Die morphologische Bedeutung der Peribranchialräume und der Cloakenhöhle.

Die morphologische Bedeutung der Peribranchialräume ist sehr verschieden beurtheilt worden. So lange man mit Metschnikof (1868/69) an eine entodermale Entstehung der Peribranchialräume glaubte und diese aus frühzeitig sich bildenden Divertikeln der Kiemendarmanlage hervorgehen liess, schien eine Uebereinstimmung mit der enterocölen Leibeshöhle der Echinodermen und Würmer nahe zu liegen. Metschnikof selbst wies auf solche Beziehungen hin und betonte im Besonderen die morphologische Gleichwerthigkeit der Peribranchialräume der Ascidien und des Hydrocöls der Echinodermen. Auch das Verhalten des Peribranchialraums und seiner Wandungen im voll entwickelten Thier, wie es oben für eine Anzahl Ascidien beschrieben worden ist, scheint öfters durchaus geeignet, die Ansicht zu unterstützen, dass die Peribranchialhöhlen die Stelle einer secundären Leibeshöhle vertreten. Ich erinnere hier an solche Fälle, in denen der ganze Darmcanal und die übrigen Eingeweide vom Peribranchialepithel wie von einem visceralen Blatt umhüllt und von den Peribranchialräumen wie von einer enterocölen Höhle umgeben werden (s. oben p. 491 und 494 Textfig. 119 und 120). Allerdings ist es nur der hintere Abschnitt der Peribranchialräume, der derartige

Beziehungen zu den Eingeweiden zeigt, während der weitaus grössere vordere seine ursprüngliche Bedeutung bewahrt, den Kiemendarm umgiebt und mit diesem durch die Kiemenspalten in dauernder Verbindung steht. Auf Grund solcher anatomischen Befunde hat auch Della Valle (1881/82) den Peribranchialraum mit einem Enterocöl identificirt und das äussere Epithel als „parietales", die innere Peribranchialwand als „viscerales" Blatt des Mesoderms bezeichnet.

In der Knospenentwickelung entstehen thatsächlich, wie Metschnikof irrthümlich auch für die Embryonalentwickelung angenommen hatte, die Peribranchialräume aus paarigen seitlichen Ausstülpungen des inneren Knospenblattes, und damit erscheinen beim ersten Anblick recht auffallende Aehnlichkeiten zur Enterocölbildung. Es ist aber bereits, und zwar zuerst von Seeliger (1882), nachgewiesen worden, dass die Vorgänge bei der Ascidienknospung nicht ohne Weiteres auf die ursprünglichen phylogenetischen Entwickelungserscheinungen zu schliessen gestatten, weil bei der ungeschlechtlichen Entwickelung sehr tief greifende cenogenetische Processe eingetreten sind. Dadurch, dass die Knospenentwickelung gegenüber der Embryonalentwickelung wesentlich verkürzt ist, rücken solche Vorgänge, die zweifellos phylogenetisch erst spät aufgetreten sind, an den Anfang der gesammten Knospenbildung. Das gilt im Besonderen von der Bildung der Peribranchialräume, die in den Ascidienknospen wenig ursprüngliche Züge mehr erhalten zeigt und daher eine Uebereinstimmung mit der Enterocölbildung nur vortäuscht.

Die Thatsachen der Embryonalentwickelung der Ascidien und vergleichenden Anatomie der Tunicaten geben über die wahre Bedeutung der Peribranchialräume und Cloakenhöhle befriedigenden Aufschluss. Allerdings war es nicht ganz leicht, die eingangs dieses Kapitels (p. 484) kurz erwähnte Entstehungsweise festzustellen. Noch 1884 hatten Van Beneden und Julin behauptet, dass die Wände des Peribranchialraums grösstentheils entodermal seien, und dass nur ein verhältnissmässig kleiner Theil der Cloake aus den paarigen Ectodermeinstülpungen hervorgehe. Diesse Angaben liesen sich bis zu einem gewissen Grade mit der Auffassung, dass die Peribranchialräume Cölomsäcken zu vergleichen seien, wohl in Uebereinstimmung bringen, und daraus erklärt es sich auch, dass Delage und Hérouard (1898) jenen Autoren eine solche Ansicht zuschreiben, obwohl sie thatsächlich einen solchen Schluss nicht gezogen haben. Jedenfalls aber beurtheilt Selys-Longchamps (1900) die geschichtliche Entwickelung der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Peribranchialräume nicht zutreffend, wenn er Van Beneden und Julin das Verdienst zuschreibt, zuerst nachgewiesen zu haben, dass die Peribranchialhöhle einer enterocölen Leibeshöhle nicht homolog sein könne. Eine solche Auffassung ergab sich zwar schon aus den Untersuchungen Kowalevsky's (1876), doch wurde erst später von mir (1884, 1893) in einwandsfreier Weise an vollständigen Schnittserien die ectodermale Herkunft der Peribranchialwände festgestellt und

das Organ als eine phylogenetisch verhältnissmässig spät auftretende Bildung erkannt, die sich im engsten Zusammenhang mit dem Kiemendarm allmählich umgestaltet.

Es ist bereits oben (p. 374 u. fg.) ausgeführt worden, in welcher Weise die Vervollkommnung der Ascidienkieme erfolgt, und es ist ohne Weiteres klar, dass gleichzeitig die Peribranchialräume sich ausdehnen müssen, da ihre Innenwandungen sich an der Kiemenbildung betheiligen und das äussere Kiemenepithel darstellen. Eine so umfangreiche Ausbreitung der Peribranchialräume nach hinten, wie sie oben für *Botryllus* und *Styelopsis* erwähnt wurde, lässt sich allerdings aus den Bedürfnissen des Respirationsorgans nicht erklären und muss als eine Besonderheit aufgefasst werden, die in verschiedenen Gruppen bei einfachen und zusammengesetzten Ascidien selbstständig sich hervorgebildet und zur Entwickelung ähnlicher Endformen geführt hat. Diese convergente Entwickelung äussert sich eben darin, dass Darm und Eingeweide vom Peribranchialepithel ganz nach Art von enterocölen Leibeshöhlenepithelien umhüllt werden.

Ueber die complete Homologie der Peribranchialräume und der Cloake bei allen Ascidien wird ein Zweifel nicht bestehen können, gleichgültig, ob diese Organe über grössere oder kleinere Abschnitte des Körpers sich ausdehnen. Der Vergleich mit den Spiracularhöhlen der Appendicularien aber wird erst durch die Embryonalentwickelung der Ascidien erwiesen. Denn bei den Ascidienembryonen treten zunächst zwei selbstständige Ectodermeinstülpungen auf, die rechts und links in der Regel zunächst nur durch zwei Kiemenspalten mit der Kiemendarmhöhle in Verbindung stehen. Diese beiden embryonalen Peribranchialbläschen gleichen durchaus den Spiracularhöhlen der Copelaten, nur dass diese immer nur durch ein Spiraculum in den Kiemendarm sich öffnen. Der unpaare Cloakenraum der Ascidien ist eine in dieser Gruppe erst entstandene Neubildung, die dadurch hervorgerufen wurde, dass die beiden Bläschen sich dorsal zu ausdehnten und median vereinigten, der Art, dass die beiden Einstülpungsstellen zur Bildung der unpaaren Egestionsöffnung zusammentraten (s. oben p. 162).

X. Der Circulationsapparat, Epicard und Perivisceralhöhle.

Die verschiedenen Organe, die in diesem Kapitel behandelt sind, vereinigen sich nicht alle zur Bildung eines einheitlichen Organsystems höherer Ordnung, denn die Epicardial- und Perivisceralhöhle sind im ausgebildeten Thiere stets von den Höhlungen des centralen und peripheren Gefässsystems vollkommen abgetrennt. Bei einer grossen Zahl Ascidien ist das gleiche Verhalten auch auf allen Stadien der Entwickelung zu beobachten. Wenn ich trotzdem das Epicard an dieser Stelle bespreche, so geschieht das lediglich in Rücksicht auf die Angaben Van Beneden's und Julin's, denen zu Folge bei mehreren Gattungen

dieses Gebilde mit dem Herzen und Pericardium aus einer gemeinsamen embryonalen Anlage hervorgehen und längere Zeit organisch verbunden sein soll. In dem die Embryonalentwickelung der Ascidien behandelnden XIV. Kapitel wird man das Nähere über die Entstehung des Herzens nachlesen können.

Das Centralorgan des Circulationsapparates und die sich anschliessenden Gefässstämme haben zwar Heller (1874) und Roule (1884) als die beiden Abschnitte einer einheitlichen Embryonalanlage nachzuweisen versucht, allein in Wirklichkeit besteht eine so innige Beziehung nicht. Herz und Pericardium entstehen vollkommen unabhängig von den Blutgefässen und stellen zuerst ein einfaches oder paariges Bläschen dar, dessen Herkunft aus dem inneren Keimblatt für viele Fälle sicher erwiesen ist. Alle Blutbahnen treten dagegen zunächst als Lacunen im Bindegewebe beziehungsweise in der Gallerte der primären Leibeshöhle auf und erhalten, insofern sie nicht besonderer Wandungen überhaupt entbehren, erst nachträglich eine endotheliale Begrenzung. Es ist daher durchaus unzutreffend, das Herz nur als einen umgebildeten Theil des ventralen Blutgefässes aufzufassen. Da aber die Herzhöhle in gleicher Weise wie die Blutbahnen von der in rhythmischer Bewegung begriffenen Blutflüssigkeit erfüllt ist, wird sich kaum etwas dagegen einwenden lassen, dass diese Organe hier eine gemeinsame Besprechung gefunden haben.

1. Das Herz und Pericard.

Auf frühen embryonalen Stadien stellen Herz und Pericard ein vollständig abgeschlossenes Zellbläschen dar, dessen innere, nach dem Darmcanal zu gekehrte Wand sich gegen die äussere, stark convex gekrümmte einzustülpen beginnt. Indem die Einstülpung immer tiefer wird und gleichzeitig die seitlichen Einstülpungsränder sich einander nähern, um zuweilen ganz miteinander zu verwachsen, entsteht ein doppelwandiges Rohr, das nur an zwei Stellen, vorn und hinten, sich in die primäre Leibeshöhle öffnet. Bei vielen Molguliden schreitet die Herzeinstülpung nicht so weit vor, dass sich die Umschlagsränder aneinander legen, sondern diese bleiben weit von einander entfernt, und das ganze Organ gleicht dann einer doppelwandigen Rinne. Die äussere Wand bildet das Pericardium, die innere das Herz oder Myocard; zwischen beiden liegt die von der Leibeshöhle vollkommen gesonderte Pericardialhöhle, während die Herzhöhle vom Myocard umschlossen wird. Aus dieser Entstehung der Herzwand durch Einstülpung — ein etwas abweichender Bildungsmodus wird in dem die Ontogenie behandelnden Kapitel für *Ciona* mitgetheilt werden — erklärt es sich, dass Myocard und Pericard niemals vollkommen getrennt neben einander bestehen, sondern stets an bestimmten Stellen in einander übergehen (Fig. 2—5, Taf. XXIII). Man hat daher mit Recht das Herz als viscerales Blatt des Pericards bezeichnet (Van Beneden und Julin). Nichtsdestoweniger empfiehlt es sich, in Rücksicht auf

die verschiedene physiologische Bedeutung und auf den verschiedenen histologischen Bau, hier bei der Besprechung Herz und Pericardium in besonderen Abschnitten getrennt zu behandeln.

a. Das Herz.

Das Herz im engeren Sinne wird nur durch die innere Wand des doppelwandigen Organs dargestellt.

Entsprechend der oben erwähnten Entstehungsweise zeigt die Herzwand eine in der Längsrichtung des Schlauches gewöhnlich ziemlich geradlinig verlaufende Sutur; hier geht das Myocard in das Pericard über. Französische Autoren haben die Sutur als „fente cardiaque" bezeichnet, doch ist zu beachten, dass es sich wohl niemals um eine offene Spalte handelt*), sondern dass hier stets die Herzhöhle verschlossen erscheint. Der Verschluss wird in der Regel durch Bindegewebe (Fig. 12, Taf. XXIII) resp. durch eine Mesenchymzellplatte (Fig. 4, Taf. XXIII) bewirkt. Es mag vielleicht auch vorkommen, dass das Epicard direct an den Herzschlitz sich anlegt und diesen schliesst, aber das gewöhnliche Verhalten ist das nicht, wenigstens nicht im ausgebildeten Thier, obwohl Van Beneden und Julin das annehmen. Bei Molguliden scheint zuweilen der Nierensack die weite Herzspalte direct zu bedecken.

Nur am vorderen und hinteren Ende des Herzschlauchs bleiben seine Umschlagsränder in das Pericard mehr oder minder weit klaffend, ohne jemals mit einander zu verwachsen oder durch Bindegewebe verschlossen zu werden. Diese beiden Ostien führen in die beiden grossen, aus dem Herzen entspringenden Blutgefässe, beziehungsweise in die an das Herz sich anschliessenden Blutlacunen. Dass ausser diesen beiden Ostien bei manchen Ascidien noch mehrere andere, seitlich gelegene vorkommen, halte ich für sehr unwahrscheinlich, obwohl Heller (1875) dieses Verhalten für *Ascidia fumigata* abbildet. Zuweilen scheinen allerdings sowohl am vorderen wie hinteren Herzende nicht nur ein, sondern zwei Gefässstämme entspringen zu können. So erwähnt Herdman (1886), dass bei *Colella pedunculata* vorn 2, hinten sogar 3 Gefässe aus dem Herzen hervortreten, und auch bei *Ascidia mentula* (Textfigur 127, p. 539) soll sich nach Heller (1874) ein ähnlicher Gefässursprung finden. Ich möchte aber annehmen, dass auch hier ursprünglich an jedem Ende nur ein Ostium vorhanden war, das entweder nur scheinbar dadurch in mehrere sich zerlegt darstellt, dass 2 oder 3 Gefässwurzeln sich dicht an einander legen und die einheitliche Herzöffnung verdecken, oder dass in der That durch nachträgliche Einschnürungen des Ostiumrandes mehrere getrennte Oeffnungen geschaffen wurden.

*) Meines Wissens behauptet nur Maurice, dass bei *Fragaroides* diese Herznaht offen bleibt, weil sie von dem Epicard nicht überdeckt werde, und dass die Herzhöhle in ihrer ganzen Länge, und nicht nur durch zwei endständige Ostien mit den Lacunen der primären Leibeshöhle in Verbindung steht.

Bei den kleineren und durchsichtigeren Ascidien lässt sich das Herz sehr leicht im lebenden Zustand unter dem Mikroskop beobachten. In den grösseren Thieren kann man es gewöhnlich ohne besondere Mühe durch Präparation freilegen und dann nach verschiedenen Methoden genauer untersuchen; es ist auch hier, so lange es in Thätigkeit steht, an den rhythmischen Pulsationen zwischen den übrigen Eingeweiden leicht wahrzunehmen. In mangelhaft conservirten Thieren mancher Arten ist das Herz nicht immer ganz leicht aufzufinden; immerhin wurde das Organ mit seiner Pericardialhülle bereits 1777 von Dicquemare und später (1815) von Cuvier und Savigny bei einer ganzen Reihe einfacher Ascidien unzweideutig nachgewiesen. Bei den Synascidien, von denen zunächst vornehmlich in Alkohol aufbewahrte Exemplare untersucht wurden, gelang es anfänglich nicht, das Centralorgan des Gefässsystems zu erkennen. Savigny sah es nur bei *Diazona,* nimmt aber wohl an, dass es überall vorhanden sei, denn er betont ausdrücklich „le coeur de ces petits animaux est encore à trouver". Später beobachtete es Lister (1834) bei *Perophora*, aber erst durch Milne Edwards (1839) wurde das allgemeine Vorkommen des Herzens bei den Synascidien festgestellt. Zwar kannte man auch jetzt noch einige Ascidien, bei denen ein centrales Pulsationsorgan gänzlich zu fehlen schien. Das wird z. B. noch in der ersten Auflage dieses Werkes (1862) von Bronn ausdrücklich für die Gattung *Pelonaea* erwähnt, der dadurch allen andern Ascidien gegenüber eine Sonderstellung eingeräumt erscheint. Freilich hat später Kupffer (1874) bei *Pelonaea corrugata* das Herz als ein ansehnlich langes Gebilde zwischen der Darmschlinge nachgewiesen, und gegenwärtig kennen wir keine Species unter den Ascidien, der das Centralorgan des Gefässsystems bestimmt fehlen möchte.

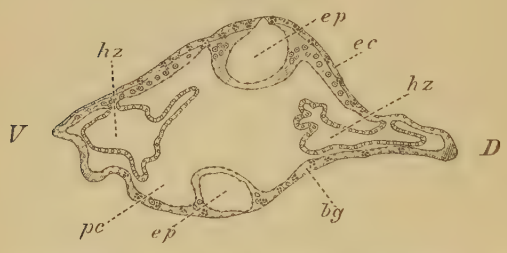
Die Gestalt des Herzens schwankt bei den verschiedenen Gattungen und Arten, wenngleich selbst individuelle Unterschiede auftreten, nur innerhalb gewisser Grenzen und lässt sich stets auf eine langgestreckte oder mehr oder minder stark verkürzte Schlauchform zurückführen. Die Verkürzung kann so weit gehen, dass der Durchmesser des Herzrohres der Länge nahe kommt, ja sie vielleicht gelegentlich noch überragt, während häufig, namentlich bei den grossen Monascidien (*Ascidiiden*), der Herzschlauch so gestreckt erscheint, dass seine Länge den Querdurchmesser des Lumens um mehrere Dutzend Mal übertrifft und mehr als ein Drittel oder gar die Hälfte der gesammten Körperlänge erreichen kann. Das Herz vieler Molguliden gleicht in Folge der ausserordentlichen Weite der Herzspalte nicht einem Rohr sondern einer weit offenen Rinne oder einer stark gebogenen Platte, und erinnert an das Myocard der Appendicularien (Textfigur 133).

Die Axe des Herzschlauchs verläuft in der Regel nur dann in einer geraden Linie, wenn sie verhältnissmässig kurz ist. Zeigt das Herz eine lange Röhrenform, so ist es wohl stets mehr oder minder stark bogenförmig gekrümmt. Häufig läuft dann der Herzbogen dem Aussencontur

des hinteren und ventralen Körperendes ungefähr parallel (*Ascidia aspera*, *Ascidia fumigata*). Zuweilen zeigt er bedeutendere winklige Knickungen, die bei *Ciona intestinalis*, einigen Cynthien und anderen so ausgeprägt sind, dass eine enge Vförmige Schleife entsteht, deren beide Schenkel dicht neben einander liegen (Fig. 1 und 6, Taf. XXIV) und gemeinsam vom Pericardium umschlossen werden (Fig. 7; Taf. XXIII). Bei den Polycliniden ist, wie schon Milne Edwards erkannte, das am hintersten Körperende gelegene Herz stets hufeisenförmig gekrümmt; die beiden Schenkel verlaufen entweder divergierend oder annähernd parallel von hinten nach vorn zu. Auf den Durchschnitten durch die hintere Herzregion findet man daher — abgesehen von dem später zu besprechenden Epicard — beide Herzschenkel getroffen, die, ähnlich wie bei *Ciona*, von einem gemeinsamen Pericard umhüllt werden (Textfigur 122). Auch bei *Diazona, Rhopalaea* etc. ist das Herz u-förmig gekrümmt.

Die regelmässige Schlauchform des Herzens erfährt während der Contractionen der Herzmuskulatur in gesetzmässiger Weise auftretende Störungen. Da die Contractionswellen im Myocard von dem einen Herzende zum anderen vorschreiten und so rasch sich folgen können, dass an einem langen Herzschlauch zuweilen eine zweite und dritte Welle auftreten, bevor die erste noch vollständig abgelaufen ist, erscheint das Herzlumen an den verschiedenen Stellen enger oder weiter, enger an den Stellen der Systole, blasig erweitert, wo die Diastole eingetreten ist.

Fig. 122.



Querschnitt durch das hintere Körperende von *Fragaroides aurantiacum*. (Nach Maurice.) $^{95}/_{1}$.
bg = Bindegewebe; *ec* = Ectodermepithel; *ep* = Epicard; *hz* = Herz; *pc* = Pericard; *D* = Dorsalseite; *V* = Ventralseite.

Vielleicht lassen sich auf diese physiologischen Vorgänge die Angaben mancher Autoren zurückführen, die das Herz aus mehreren hinter einander liegenden Abschnitten zusammengesetzt darstellen. Im Besonderen scheint mir das von *Pelonaea corrugata* zu gelten, bei der nach Kupffer der lange Herzschlauch aus drei nur durch enge Ostien mit einander verbundenen Theilen bestehen soll. Möglicherweise könnte aber immerhin bei der einen oder anderen Form in der That eine persistirende Sonderung des Herzens in zwei oder drei Abschnitte erfolgt sein, obwohl das in Rücksicht auf den stets stattfindenden Wechsel in der Richtung des Blutkreislaufs nicht gerade sehr wahrscheinlich ist.

Nach Heller (1875) befindet sich bei vereinzelten Individuen der *Ascidia mentula* und ziemlich allgemein bei *Ascidia fumigata* am dorsalen Hinterende des Herzens eine rundliche Anschwellung. Ueber die Natur dieser letzteren giebt die leider nur wenig verständliche Darstellung

Heller's keinen genügenden Aufschluss, denn es heisst nur, dass die Anschwellung „im Innern von einem ziemlich festen, runden schwarzen Körper ausgefüllt wird. Dieser Körper besteht aus lamellösen, concentrischen Schichten, die wie die Häute einer Zwiebel über einander gelagert sind."

Vorhöfe, seitliche Divertikel, Klappen oder ähnliche Bildungen sind am Ascidienherzen nicht vorhanden, und die Angaben älterer Autoren über derartige Organe haben sich durchweg als irrthümlich herausgestellt. Das gilt im Besonderen von der Beobachtung Delle Chiaje's, dass am Herzen der grossen Monascidien Klappenapparate vorkämen, die einerseits den Eintritt des Blutes von der „Aorta" in das Herz verhindern und andererseits den Rückfluss des in das Herz bereits eingetretenen Blutes in die zuführenden „Venen" unmöglich machen. Es liegt auf der Hand, dass eine Umkehr des Blutstromes bei derartigen Einrichtungen vollkommen ausgeschlossen wäre, und es konnte daher schon Milne Edwards (1839) für *Ciona intestinalis* den Nachweis führen, dass Herzklappen nicht vorhanden sind. Soweit ich sehe, ist in neuerer Zeit nur bei Larven von *Polycyclus Renieri* ein vorhofähnliches Gebilde am Herzen beschrieben worden, und zwar durch Lahille (1890). Die auf frühen Embryonalstadien einfach röhrenförmige Herzanlage gliedert sich bald in zwei ungleiche Abschnitte. Der grössere pulsirt wie ein gewöhnliches Herz, der kleinere, der Vorhof, ist weniger stark contractil und liegt dem Theil des Gefässsystems zugekehrt, in dem ein geringerer Druck herrscht, d. h. visceral zu, weil die advisceralen Pulse zahlreicher sind als die abvisceralen. Eine Nachprüfung dieser Angaben scheint mir sehr wünschenswerth zu sein.

Die Grösse des Ascidienherzens zeigt sehr bedeutende Unterschiede. Ueber die relativen Grössenverhältnisse gegenüber dem Gesammtkörper finden sich schon im vorhergehenden, die Gestalt behandelnden Abschnitt einige Bemerkungen, aus denen die auffallenden Grössenunterschiede sich ergaben. Da in den Schriften der früheren Autoren bestimmte Zahlen- und Maassangaben über die Grösse des Herzens fast gänzlich fehlen, ist man, wenn die ältere Literatur nicht unberücksichtigt bleiben soll, fast ausschliesslich auf die Abbildungen angewiesen, und diese gestatten sehr oft keine zuverlässigen, eindeutigen Schlussfolgerungen. Ganz abgesehen davon, dass die angewendeten Vergrösserungen häufig nicht erwähnt werden, sind mehrfach auch die Grenzen des Herzens gegen die austretenden grossen Gefässe mit Sicherheit nicht festzustellen.

Bei den kleinen Synascidien, besonders da, wo die Schlauch- oder Cylinderform erst wenig ausgeprägt ist, misst die Längsaxe des Herzens nur Bruchtheile eines Millimeters. Bei den grösseren Ascidien ist das Herzlumen stets bedeutender, und im grossen Ganzen stehen Körpergrösse und Herzgrösse in einem gewissen Zusammenhang, wenngleich Abweichungen und Schwankungen in dem wechselseitigen Verhalten selbst bei verschiedenen Individuen einer Species auftreten. Bei *Clave-*

lina lepadiformis und *Clavelina Rissoana* erreicht der Herzschlauch in circa 3 cm grossen, alten Thieren eine Länge von etwa 5—6 mm. Da, so wie das Herz, auch die Gesammtkörperform dieser Ascidien ungefähr cylindrisch ist, lässt sich das Volumenverhältniss näherungsweise leicht feststellen. In der Voraussetzung, dass das ganze Herzrohr gleichmässig prall gefüllt sei, kann man sein Volumen etwa auf $^1/_{70}$—$^1/_{100}$ des ganzen Leibes bestimmen. Bedeutend länger wird der Herzschlauch bei den grossen Monascidien. Bei *Ciona intestinalis* misst die Schleifenlänge 20, 25 und noch mehr Millimeter, und ähnliche Dimensionen finden sich bei *Ascidia mentula*, *Polycarpa varians*. Bei *Cynthia morus* erreicht die Herzröhre, wie sich aus den von Lacaze-Duthiers und Delage gegebenen Abbildungen entnehmen lässt, eine Länge von mehr als 4 cm.

Die Lage des Herzens ist bei den verschiedenen Arten fest bestimmt, und erheblichere individuelle Variationen sind mir nicht bekannt geworden, wenigstens nicht solche Lageverschiebungen, die ausschliesslich das Herz betreffen. Dagegen muss ich annehmen, dass die bereits oben (p. 451) erwähnten individuellen Verschiedenheiten in der Lage des Darmtractus sich auch auf das Herz beziehen, da die Autoren von einer Verschiebung der „Eingeweide" (viscera) sprechen.

Die Lagebeziehungen des Herzens zum Darmcanal und Kiemendarm scheinen daher keine erheblicheren Schwankungen aufzuweisen. Dies gilt nicht nur von den einzelnen Species, sondern auch von den Gattungen; und selbst innerhalb der meisten Familien ist die Lage des centralen Gefässorgans nur wenig verschieden, zuweilen fast unveränderlich die gleiche bei allen Arten. Für die Familien der Synascidien hat bereits Milne Edwards die Lage des Herzens als ein systematisch wichtiges Merkmal angeführt. Bei den Polycliniden findet sich das Centralorgan stets am hintersten Körperende, im Postabdomen, weit hinter dem Darmcanal und unmittelbar hinter den Geschlechtsorganen. Bei Didemniden, und in ähnlicher Weise bei den Claveliniden, liegt es neben dem Ovarium und neben dem Verdauungstractus im sog. Abdomen, und bei den Botryllideu, bei denen die Sonderung des Körpers in Thorax und Abdomen fehlt, trifft man es noch weiter vorn, dicht hinter dem Kiemendarm, während seitlich von diesem die Geschlechtsorgane liegen. Demnach zeigen, wie Milne Edwards betonte, die Sexualorgane ganz ähnliche Lageverschiedenheiten wie das centrale Pulsationsorgan. Bei den Monascidien trifft man das Herz stets in der Nähe des Darmtractus, entweder innerhalb der Darmschlinge, oder ihr anliegend, bald mehr dem Magen oder Oesophagus, bald dem Intestinum benachbart und den Verdauungstractus auf einer längeren oder kürzeren Strecke begleitend. Cuvier glaubte daher, dass die Lage des Herzens von der des Oesophaguseingangs abhängig sei, doch besteht eine solche Beziehung nur indirect und in beschränktem Sinne.

Von grosser Bedeutung ist die Lagebeziehung des Herzens gegenüber den grossen Hauptblutstämmen des Körpers. Es wird weiter unten

bei der Darstellung des peripheren Gefässsystems näher auseinandergesetzt werden, dass besonders ein grosses ventrales und ein dorsales Sinussystem unterschieden werden müssen. Das Herz gehört dem ersteren an (vgl. Textfigur 125, p. 528), doch liegt es im Allgemeinen wohl nur sehr selten so weit vorn, als es im Schema gezeichnet ist. Fast immer rückt es näher an das hintere Körperende heran, und die Folge ist dann, dass der hintere Theil des ventralen Sinus nur kurz erscheint, oft gar nicht mehr in der Verlängerung des vorderen liegt, sondern gleich dorsal zu umbiegt. Liegt das Herz ganz am Hinterende des Körpers und ist sein hinterer Abschnitt überdies noch dorsal zu oder, wie bei den Polycliniden, sogar hufeisenförmig nach vorn zu gekrümmt, so verlaufen dann auch die aus dem Herzhinterende entspringenden Gefässe nicht mehr auf der Ventralseite nach hinten zu, sondern mehr oder minder dorsal und selbst nach vorn gerichtet (vgl. Textfigur 127).

Der histologische Bau des Myocards. Die Herzwand wird stets von einem einschichtigen Epithel gebildet, das an der inneren, der Herzhöhle zugekehrten Seite Muskelfibrillen entwickelt. Die Fibrillen sind, wie schon ältere Autoren erkannten, quergestreift und liegen sämmtlich in einer Schicht zumeist parallel neben einander. Hin und wieder, wie z. B. bei *Ascidia mentula*, *Ascidia fumigata* am vorderen Herzende, bilden die Fibrillen ein zierliches Netz- oder Gitterwerk, indem sie auseinander weichen, sodass kleine Lücken entstehen, und dann wieder sich mit einander verbinden. Bei mehreren Arten habe ich, wie schon frühere Untersucher (Heller, Roule), feststellen können, dass die Fibrillen in der Richtung der Längsaxe des Herzschlauchs von einem Ostium gegen das andere zu verlaufen. Doch ist dieser Verlauf der Fibrillen nicht überall nachzuweisen. Häufig sind die Fibrillen mehr oder minder schräg, zuweilen fast genau transversal zur Längsaxe des Herzschlauchs gerichtet, oder sie umkreisen diese in Spirallinien. Diese Verschiedenheiten scheinen mir sehr bemerkenswerth zu sein, denn meines Erachtens müssten damit wahrscheinlich auch gewisse Unterschiede in der Art und Weise der Contraction des Myocards verbunden sein, die bisher nicht beachtet wurden.

Ist das Organ nur klein, so sieht man zuweilen leicht, wie die Fasern durch die ganze Länge hindurch reichen, und das mag gelegentlich vielleicht auch in grossen Herzschläuchen der Fall sein, wo der ganze Fibrillenverlauf weniger leicht zu übersehen ist. Oefters sind aber die Fibrillen immer nur kurz und erstrecken sich nur durch eine spindelförmige Zelle hindurch. Ich kann aber die gleiche Angabe von Van Beneden für *Clavelina* nicht ganz bestätigen, denn viele Fibrillen besitzen eine recht ansehnliche Länge, und auswärts von ihnen liegen im Bereiche einer Faser häufig mehrere, und nicht nur ein Myocardzellkern. Ueber die feinere Structur der Fibrillen findet man einzelne Angaben bei Roule (1884) und Van Beneden und Julin (1886), doch wären immerhin noch genauere Untersuchungen erwünscht.

Nach der Seite der Pericardialhöhle zu liegt über der Fibrillenschicht das Sarcoplasma, das die Kerne führt. Van Beneden und Julin haben diese Schicht vielleicht nicht sehr zweckmässig Ectocard genannt und die Bezeichnung Myocard auf die Fibrillenschicht beschränkt. Es ist schon früher (Roule) aufgefallen, dass die Herzwand je nach den verschiedenen Contractionszuständen ein verschiedenes Aussehen zeigt, dass sie da, wo die Systole eingetreten ist, beträchtlich dicker erscheint als an den Stellen, an denen sie sich in der Diastole befindet. Aus der Vergleichung der Figuren 7—9 und 12, Tafel XXIII lässt sich entnehmen, dass bei *Ciona intestinalis* die Unterschiede in der Dicke der Herzwand das 4—6fache, ja gelegentlich noch mehr, betragen können. Während in der uncontrahirten Herzwand die Kerne in einer Schicht in grösseren Entfernungen neben einander liegen und das Sarcoplasma nur eine flache Platte darstellt, die gelegentlich über den Kernen buckelförmig verdickt erscheint, sieht man die contrahirte Muskelwand ihr Sarcoplasma in hohen, unregelmässigen Vorsprüngen gegen die Pericardialhöhle zu vorstülpen, indem die Kerne sich gegen einander zu mehrschichtigen Lagen verschieben können. Im Sarcoplasma lassen sich bei Anwendung geeigneter Methoden zumeist die Grenzen der Muskelzellen deutlich nachweisen. Ich möchte nicht unterlassen, zu erwähnen, dass Methylenblaulösungen (0,1 g in 100 g Aq. dest.) hier sowie in zahlreichen anderen Fällen ein überaus geeignetes und leicht anwendbares Mittel sind, um die Zellgrenzen zur Anschauung zu bringen. In den feinen Endothelien des Pericards, der grossen Gefässstämme, bei Echinodermenlarven etc. treten die typischen polygonalen Zeichnungen ebenso klar und scharf hervor wie nach Silberimprägnationen. Häufig erscheinen die Muskelzellen des Myocards spindelförmig.

Die feinere Structur der sarcoplasmatischen Zellkörper bietet Besonderheiten, die hier ebenso wenig geschildert werden können, wie die der Muskelfibrillen; auch treten Verschiedenheiten an verschiedenen Stellen eines Organes auf. Erwähnen möchte ich nur, dass häufig das Plasma in reticulärer oder besser wabiger Structur erscheint und oft um die Kerne in dichterer Anhäufung zu finden ist. Zuweilen liegen zwei Kerne in einem Zellkörper dicht neben einander, und ich habe Bilder gesehen, die darauf hindeuten, dass im Myocard alter Thiere gelegentlich directe Kerntheilungen eintreten (Fig. 10, 11, Taf. XXIII).

An der inneren, die Herzhöhle begrenzenden Seite der Herzwand haben manche Autoren (Van Beneden und Julin) eine besondere „membrane anhyste“ beschrieben. Wo eine solche vorkommt, handelt es sich nur um eine Art cuticulare Bildung, die von den Myocardzellen selbst ausgeschieden wird und die Fibrillenschicht überdeckt. In vielen Fällen ist es mir aber zweifelhaft, ob eine besondere cuticulare Membran überhaupt vorhanden ist und ob nicht vielmehr die protoplasmatische Zellwand resp. die Fibrillen selbst den inneren Grenzcontur darstellen.

Die Untersuchung der Embryonalentwickelung der Ascidien hatte schon vor längerer Zeit ergeben (Kowalevsky, Seeliger), dass bei Embryonen und Larven ein besonderes, vom Myocard umschlossenes Endocard nicht vorkommt, und wenn es daher bei gewissen ganz ausgebildeten Formen in der That sich fände, könnte es sich nur um eine sehr spät aufgetretene Bildung handeln. Es hat dann auch Roule (1884) bei *Ciona intestinalis* an der Innenseite der muskulösen Herzwand ein plattes Endothel, in dem die Zellgrenzen allerdings nur nach Silberimprägnationen nachweisbar seien, beschrieben und abgebildet. Dieses Endothel deutet er als eine Elastica interna, deren Aufgabe es sei, nachdem die Contractionen der Muscularis erfolgt sind, die Erweiterung der Herzhöhle wieder herbeizuführen. Ich habe es aber bei dieser Ascidie ebensowenig auffinden können (vergl. die Abbildungen auf Taf. XXIII) wie andere Untersucher (Herrmann), sondern habe nur gesehen, dass stellenweise die Mensenchym-Blutzellen in der Herzhöhle sich zu Ketten an einander legen und vereinzelt oder in Gruppen dem Myocard sich dicht anfügen, ohne aber ein vollkommenes geschlossenes Blatt darzustellen*).

Die theoretische Möglichkeit, dass bei Ascidien ein Herz-Endothel vorkommen könnte, ist allerdings vorhanden, und ich habe mich bereits früher (Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen, 1889) in diesem Sinne ausgesprochen, als ich sagte: „es sollte mich gar nicht Wunder nehmen, wenn bei manchen grossen, ganz ausgebildeten Formen auch innerhalb der Herzhöhle eine solche (endotheliale Auskleidung der Blutbahn) sich nachweisen liesse.“ Zu dieser Auffassung berechtigt die Thatsache, dass die Mesenchymzellen in den verschiedenen Gruppen der Ascidien im Bereiche der grossen Gefässstämme, und bei Salpen auch innerhalb des Myocards, feine endotheliale Wandungen, wenigstens über gewisse Strecken hin, bilden. Van Beneden und Julin hatten dagegen das gänzliche Fehlen des Endocards bei sämmtlichen Tunicaten besonders betont, indem sie gleichzeitig irrthümlicher Weise annahmen, dass auch die Blutgefässe niemals endotheliale Wandungen besässen.

b. Das Pericardium.

Das Pericard unterscheidet sich in seiner Gestalt und Grösse nicht wesentlich vom Myocard. Da es das Herz umhüllt, ist sein Durchmesser natürlich etwas grösser. Befindet sich das Myocard im Zustand

*) Zusatz bei der Correctur. In einem soeben im Anat. Anz. erschienenen Aufsatz beschreibt G. W. Hunter bei *Molgula* (*Bostrichobranchus*) *Manhattensis* ebenfalls ein die Herzhöhle auskleidendes Endothel. Bemerkenswerther ist aber die Angabe, dass bei dieser Ascidie sowohl am vorderen wie hinteren Herzende ein Ganglion liegt, das die Herzthätigkeit regelt. Nach Herzganglien ist bereits zu wiederholten Malen, aber stets erfolglos, gesucht worden.

der Systole, so ist der Unterschied allerdings ziemlich bedeutend, da die Weite des Pericardschlauchs bei den Herzcontractionen kaum merkbar sich verändert; wenn aber das Herz an der betreffenden Stelle sich wieder erweitert, verengt sich die Pericardialhöhle immer mehr und wird vom Herzschlauch fast ganz ausgefüllt. In ihrer Länge stimmen Herz und Pericardium wohl immer nahezu überein.

Die Gestalt des Pericards fand ich nur dann in bemerkenswerther Weise von der des Herzens verschieden, wenn dieses eine enge Schleifenform zeigte, wie es z. B. bei *Ciona* der Fall ist. Denn hier werden die beiden dicht neben einander verlaufenden Schenkel der mittleren Herzregion gemeinsam vom Pericardepithel umhüllt und erscheinen nicht medial durch dieses septenartig getrennt (Fig. 7, Taf. XXIII, Fig. 6, Taf. XXIV). Das Pericard bildet daher eine umfangreiche, bruchsackartige Ausstülpung, in welche die Herzschleife eintritt, und verläuft im übrigen nur in einem mässig stark gekrümmten Bogen.

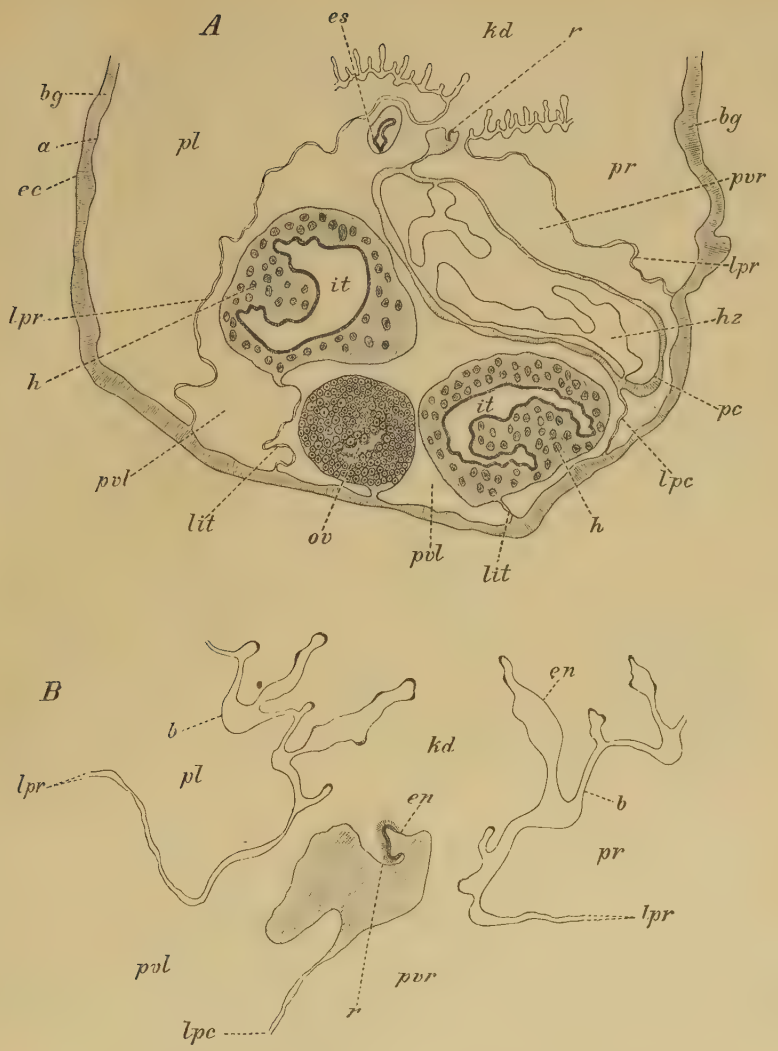
Die Pericardialwand stellt stets ein mehr oder minder flaches, einschichtiges Epithel dar (Fig. 1—5, Taf. XXIII), das zuweilen in alten Thieren wie eine feine Membran erscheint und dann die Kerne nicht immer ganz leicht erkennen lässt; doch gelingt es in der Regel durch Methylenblaufärbung so wie durch Silberimprägnation die polygonalen Zellgrenzen und überdies die linsenförmigen Zellkerne hervortreten zu lassen (Fig. 6, Taf. XXIII).

Gewöhnlich, und besonders in grösseren Thieren, ist die Pericardialwand nicht an allen Stellen ganz gleich beschaffen, sondern die Zellformen und dementsprechend die Dicke des Epithels können innerhalb ziemlich weiter Grenzen variiren. So findet man z. B. bei *Ciona* stellenweise ein äusserst zartes Plattenepithel, in dem die Kerne in weiten Abständen von einander stehen (Fig. 14, Taf. XXIII), während in naher Nachbarschaft die Wand beträchtlich dicker, die Zellen wesentlich höher erscheinen und buckelförmig oder mit zugespitzten Enden in die Pericardialhöhle hineinragen (Fig. 13, Taf. XXIII). Eine Gesetzmässigkeit im Wechsel der Epithelbeschaffenheit liess sich nirgend feststellen; vielleicht sind die Contractionszustände der Herz- und möglicherweise auch der Leibesmuskulatur für das verschiedene Aussehen der Pericardialwand auch von einigem Einfluss.

Muskelfasern habe ich in keinem Fall in der Pericardialwand sich entwickeln sehen; diese vermag daher auch nicht selbstständige Contractionen auszuführen. Trotzdem verharrt sie wohl selten ganz unbeweglich starr, sondern zeigt zumeist, vielleicht immer, ähnlich einer elastischen Platte, gewisse undulirende Bewegungen.

Bei den Synascidien und kleineren Monascidien ist das Pericardium allseitig von dem die ganze primäre Leibeshöhle ziemlich gleichmässig erfüllenden Bindegewebe umschlossen, ohne dass dieses eine besondere Hüllschicht in der Nachbarschaft des Herzbeutels bildet. Zuweilen

Fig. 123.



A Frontaler Längsschnitt durch die hintere Körperregion einer jungen *Ciona intestinalis*. $^{8}/_{1}$. *B* Die Verbindungsstelle der Perivisceralhöhlen mit dem Kiemendarm aus einem benachbarten Schnitt bei stärkerer Vergrösserung. $^{24}/_{1}$.

a = Aeusseres Peribranchialepithel; *b* = inneres Peribranchial- resp. äusseres Kiemenepithel; *bg* = Bindegewebe; *ec* = Ectodermepithel, *en* = Entoderm des Kiemendarms; *es* = Endostylfortsatz; *h* = Hodenfollikel; *hz* = Herz; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *lit* = Ligament des Intestinums; *lov* = Ligament des Ovariums; *lpc* = Ligament des Pericardiums; *lpr* = Peritoncalseptum, zwischen Peribranchial- und Perivisceralhöhle; *m* = Magen; *ov* = Ovarium; *pc* = Pericardium; *pl* u. *pr* = linker und rechter Peribranchialraum; *pvl* u. *pvr* = linke und rechte Perivisceralhöhle; *r* = Retropharyngealrinne.

(*Ciona*) ist das letztere aber der Fall, und man bemerkt dann auswärts von der Pericardialwand eine scharf abgegrenzte Bindegewebsschicht (Fig. 7, Taf. XXIII), deren Dicke an den verschiedenen Stellen ziemlich erheblich variirt (Fig. 13 und 14, Taf. XXIII). Da und dort erkennt man in dieser Bindegewebslage feine capillare Blutbahnen, sternförmige oder spindlige Bindegewebszellen und eine schwach fibrilläre Intercellularsubstanz und zuweilen auch Muskelfasern. Diese Schicht ist es, die die Herzspalte ganz verschliesst, indem sie sich in sie einsenkt (Fig. 12, Taf. XXIII). Bei *Ciona* ist diese Bindegewebslage von einem deutlichen, einschichtigen, ziemlich flachen Epithel umgrenzt, das gleichzeitig die medialen Wände der Perivisceralhöhlen bildet. Diese entstehen, wie weiter unten genauer beschrieben ist, durch Einsenkungen der hinteren Kiemendarmwand und bleiben zeitlebens durch zwei Oeffnungen mit der Kiemendarmhöhle im Zusammenhang (Textfigur 123 *A* und *B*). Die bindegewebige Zwischenschicht verbindet diesen Theil des Perivisceralepithels recht innig mit der Pericardialwand, so dass bei flüchtiger Untersuchung alle drei Schichten zusammen zu gehören scheinen und nur als Theile der Pericardialwand aufgefasst werden konnten.

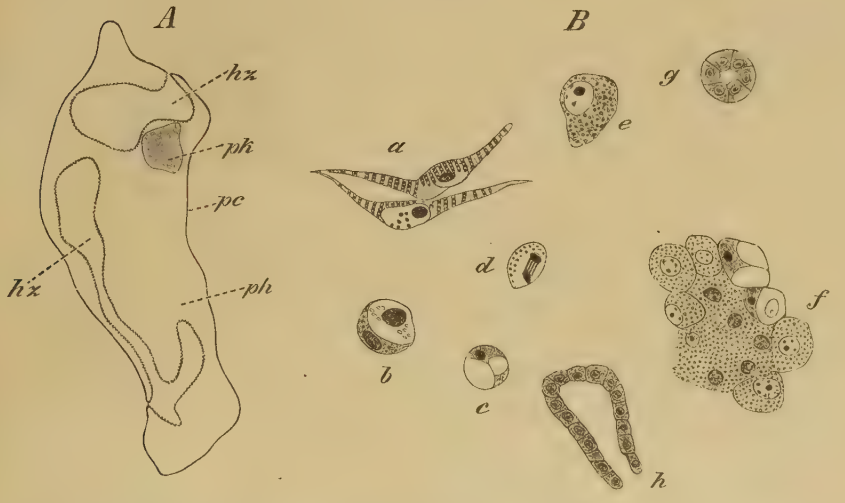
Eine derartige irrthümliche Auffassung haben in der That Heller (1875) und später Roule (1884) vertreten, und dieser beschreibt die Pericardialwand als eine Bindegewebsschicht, die an der äusseren und inneren Seite von einer Endothellage begrenzt sei. Das Pericard der *Ciona* sei demnach viel complicirter gebaut als bei den kleineren Synascidien, und die Herzwand, die einen ganz anderen Bau aufweise, könne daher nicht durch einfache Einstülpung aus ihm hervorgegangen sein. Während er das Herz lediglich als einen umgewandelten Theil des grossen ventralen Gefässes betrachtet, erscheint ihm das Pericard als eine „lame mésentérique", die von jenem völlig unabhängig sich bilde.

Die Pericardialhöhle ist in der Regel mit einer wasserklaren Flüssigkeit erfüllt, die sehr spärliche eiweisshaltige Substanzen gelöst zu enthalten scheint und daher nur sehr wenig Neigung zur Gerinnung zeigt. Zuweilen findet man auch zellige Einschlüsse, entweder ganze Zellen mit Kernen oder Zellbruchstücke; sie fehlen sehr häufig gänzlich und sind fast immer nur spärlich vorhanden. Die verschiedenen Individuen derselben Species verhalten sich in dieser Beziehung verschieden. Ich glaube, dass die in der Pericardialhöhle schwimmenden Elemente z. Th. vom Myocard abstammen und bei den lebhaften Contractionen des Herzschlauchs sich abgelöst haben. Es ist schon oben (p. 514) darauf hingewiesen worden, dass in der contrahirten Herzwand das Sarcoplasma mit seinen Kernen sich unter zahlreichen buckelförmigen Erhebungen weit in die Pericardialhöhle vorwölbt (Fig. 9 und 12, Taf. XXIII), und eine Lösung einzelner Zellen oder Zellbruchstücke aus dem Epithelverband könnte dann leicht vor sich gehen. Dass Zellen oder Zellstücke, wie Roule annimmt, aus der Pericardwand austreten, weil sie durch die Bewegungen des Myocards gelockert und abgetrennt würden, halte ich

beim ganz ausgebildeten Thier für weniger wahrscheinlich. Ebenso scheint mir auch die Annahme ferner zu liegen, dass embryonale Restzellen, die bei der Bildung des Herzens nicht aufgebraucht würden, normaler Weise in der Pericardialhöhle zurück bleiben.

Einer besonderen Erwähnung bedarf ein in der Pericardialhöhle der *Ciona* liegendes Gebilde (Textfigur 124), das zuerst Heller (1875) genauer beschrieben hat, ohne freilich seine wahre Bedeutung zu erkennen: „Fast regelmässig findet man in dem Herzbeutel zwischen den beiden Schenkeln des Herzschlauchs einen eigenthümlichen Körper, welcher bei den Contractionen des Herzens in der Pericardialhöhle sich auf- und

Fig. 124.



A. Querschnitt durch Pericard und Herz einer *Ciona intestinalis.* $^{12}/_{1}$. *B.* (Nach Heine.) Elemente des Pericardialkörpers, stärker vergrössert.

hz = Herz resp. Herzhöhle; *pc* = Pericardialwand; *ph* = Pericardialhöhle; *pk* = Pericardialkörper. *a*—*e* = Verschiedene Elemente aus dem Pericardialkörper; *f* = Zellgruppe, in der eine Anzahl Elemente zu einer einheitlichen Masse verschmolzen sind; *g* u. *h* = Quer- und Längsschnitt durch Drüsencanälchen.

abwärts bewegt. Er hat keine bestimmte Lage, sondern man sieht ihn bald mehr nach oben an der Stelle, wo die beiden Herzschenkel in einander übergehen, bald weiter abwärts, wo dieselben sich von einander entfernen. Auch lässt er sich beliebig mit einer Nadel in der Höhle des Pericardialraums hin- und herschieben, so dass er weder mit dem Herzschlauche noch mit der Wandung des Pericardiums in fester Verbindung zu stehen scheint. Er ist ziemlich fest, seine Farbe graulichweiss oder gelblich, die Form verschieden. Er ist entweder ganz rund, oder auf einer Seite in einen spitzen, zapfenartigen Fortsatz ausgezogen,

oder es gehen mehrere Fortsätze von ihm aus, wobei dann auch der Mittelkörper eine mehr kantige Form annimmt."

Der fragliche Körper ist von allen Beobachtern, die die *Ciona* eingehender untersucht haben, gesehen worden, und Roule konnte feststellen, wie er sich in der Pericardialhöhle entsprechend den Pulsationen der Herzwand hin und her bewegt. Dieser Forscher meint, dass das Gebilde lediglich eine grössere Gruppe gleichartiger, frei flottirender Mesenchymzellen darstelle, wie sie sonst gewöhnlich nur vereinzelt in der Pericardialhöhle vorkommen. Nach den Untersuchungen des Herrn Heine im Rostocker Zoologischen Institut ist der histologische Charakter der Elemente ein ausserordentlich verschiedener. Neben mehr oder minder deformirten Muskelzellen, die wohl nur vom Myocard abstammen können, finden sich abgerundete oder amöboide, grosskernige Zellen mit und ohne Vacuolen und Körncheneinlagerungen im Plasma. Zum Theil sind mehrere Zellen zu einem homogenen Ballen verbacken, in dem Zellgrenzen überhaupt nicht mehr nachweisbar sind und dessen Kerne in Auflösung begriffen erscheinen. Sehr bemerkenswerth sind kurze, wirr und regellos gelagerte Canälchen, denen eine secretorische Bedeutung zukommen dürfte (Textfigur 124 *B*).

c. Physiologie des Herzens.

Erst 10 Jahre nachdem Van Hasselt (Annal. d. Scienc. natur. Bd. 3. 1824) den Wechsel in der Richtung des Blutkreislaufs bei Salpen entdeckt hatte, beobachtete Lister (1834) einen ganz ähnlichen Vorgang bei einer kleinen, stockbildenden Ascidie (*Perophora*), deren hohe Durchsichtigkeit der Gewebe es leicht gestattet, mit genügend starken Vergrösserungen die Bewegung des Blutes und die Contractionen des Herzens zu verfolgen. Eine befriedigendere Darstellung der Herzthätigkeit hat wenige Jahre später (1839) Milne Edwards gegeben. Bei einer Anzahl Synascidien und *Ciona intestinalis* beobachtete er ganz richtig, dass die ganze Herzwand nicht gleichzeitig sich zusammenziehe und wieder erweitere, sondern dass, ähnlich wie bei den peristaltischen Bewegungen der Eingeweide höherer Thiere, die Contraction des Herzens an dem einen Ende beginne und, an eine Wellenbewegung erinnernd, bis zum anderen allmählich vorschreite. Eine Zeit lang folgen sich in rascher Aufeinanderfolge die Contractionen in dem gleichen Sinne, dann trete ein plötzlicher Stillstand ein, und wenn nachher die Bewegung des Herzens wieder einsetzte, so geschehe es in der umgekehrten Richtung. Das Blut ströme also durch dasselbe Ostium abwechselnd längere oder kürzere Zeit ein und aus, indem es bei den Zusammenziehungen der muskulösen Herzwand aus der sich verkleinernden Herzhöhle herausgepresst, bei den in Folge der Elasticität der Wandungen wieder eintretenden Erweiterungen eingesaugt werde.*) Das Herz functionire dem-

*) Eine befriedigende Erklärung für das Zustandekommen von entgegengesetzten Pulsationsreihen vermochte Milne Edwards nicht zu geben. Im Gegentheile möchte

nach wie ein in peristaltischer Contraction befindlicher Hohlmuskel, dessen Contractionswellen in ganz unregelmässigen Perioden nach der einen oder nach der anderen Richtung hin ablaufen.

Seither ist das physiologische Verhalten des Ascidienherzens mehrmals eingehender untersucht und auch experimentell geprüft worden. Im Besonderen sind hier zu nennen die Arbeiten von Roule (1884) und Lahille (1890). Ein geeigneteres Object zur Untersuchung aber als das Herz der Ascidien, ist das der Salpen, an dem namentlich experimentelle, operative Eingriffe leichter auszuführen und die darauf hin eintretenden Veränderungen besser festzustellen sind, weil hier in der Regel das Centralorgan des Gefässsystems im lebenden Thier deutlicher sichtbar und näher der Oberfläche gelegen ist. Daher gründet sich die Physiologie des Tunicatenherzens hauptsächlich auf die Beobachtungen an Salpen (Krukenberg, L. Schultze), und besonders die jüngsten eingehenden Untersuchungen haben unsere Kenntnisse in dankenswerther Weise vertieft und erweitert. Ich werde daher auf diese experimentellen Untersuchungen und die Schlussfolgerungen, die daraus gezogen wurden, erst in dem vierten Abschnitt dieses Werkes, in dem auch die Salpen behandelt sind, näher eingehen können, und möchte an dieser Stelle nur die Fragen erörtern, die speciell das Ascidienherz betreffen.

Vorausschicken muss ich die Erklärung einiger Benennungen, deren Anwendung die Darstellung wesentlich vereinfacht. Die beiden an den entgegengesetzten Herzenden liegenden Ostien münden einerseits in die grosse ventrale, neben dem Endostyl verlaufende Blutbahn, andererseits in das hauptsächlich die Eingeweide versorgende Gefäss; das Vorderende wird daher als hypobranchiales, das hintere als viscerales bezeichnet. Die Contractionen des Herzens, die von hinten nach vorn zu vorschreiten, nennt man abviscerale, die vom hypobranchialen Herzende ausgehen und zum visceralen sich hinbewegen: adviscerale. Die Summe der unmittelbar aufeinanderfolgenden in derselben Richtung vorschreitenden Contractionen stellt eine Pulsationsreihe dar; die Ruhezeit, die zwischen zwei entgegengesetzten Pulsationsreihen sich einschiebt, heisst Wechselpause, und endlich hat man als zusammengesetzte Herzperiode eine ab- und adviscerale Reihe nebst der einer jeden folgenden Wechselpause zusammengefasst.

Beobachtet man den Verlauf des einzelnen Pulses der Herzwand, gleichgültig ob es sich um eine ad- oder abviscerale Contraction handelt, so bemerkt man zunächst eine nahe dem Herzende auftretende, quer verlaufende Einschnürung des Myocards. An der der Verbindungsstelle des Herzens mit dem Pericardium gegenüber liegenden Seite schneidet die Einkerbung tief in die Herzhöhle ein; nach rechts und links hin verflacht sie allmählich und wird nahe der Herzsutur ganz un-

man vielleicht eher erwarten, wenn man auf dem oben gekennzeichneten Standpunct steht, dass regelmässig abwechselnd immer nur eine Contraction in einer Richtung erfolgt.

sichtbar, weil hier das Myocard sich am Pericard und Bindegewebe, beziehungsweise am Epicard befestigt und daher in seinen Contractionen behindert ist. Diese reifenförmige Einschnürung schiebt sich, während der Puls abläuft, bis zum entgegengesetzten Herzende vor, so dass die Herzwand eine wellenförmige Bewegung ausführt. Am Salpenherzen hat neuerdings Schultze (1901) während des Ablaufens der Contractionswelle ein eigenartiges Verhalten der Herzenden festgestellt (sog. Contractionszipfel und antiperistaltische Zuckungen), das meines Wissens bei Ascidien noch nicht beobachtet wurde und daher erst später zu beschreiben sein wird. In der Regel tritt, noch bevor die erste Welle abgelaufen ist, eine zweite und in seltenen Fällen noch eine dritte gleich gerichtete auf; ob aber, wie es für manche Salpen beschrieben worden ist, gleichzeitig an einem Herzen eine noch grössere Zahl hinter einander laufender Contractionswellen vorhanden sein könne, vermag ich nicht sicher anzugeben, wenngleich ich es für nicht unwahrscheinlich halte.

Nach Bronn (1862) sollen sich die Pulsationen bei *Perophora* in etwas abweichender Weise vollziehen, indem die Contractionswellen nicht von einem Ende zum anderen vorschreiten, sondern in der Mitte beginnen und dann zuerst nach dem einen, dann nach dem anderen Ende zu verlaufen, sodass diese beiden getrennt erfolgenden Contractionen der beiden Herzhälften zusammen einer gewöhnlichen Pulsation entsprechen. Ich kann mich nicht erinnern, derartige Contractionswellen bei *Perophora* bemerkt zu haben, und halte ihr Vorkommen auch für sehr unwahrscheinlich, insofern es sich vielleicht nicht um eine abnorme Form antiperistaltischer Zuckungen oder Absterbeerscheinungen handelt.

Die Wechselpausen, die verschiedene Pulsationsreihen trennen, sind bei normaler Herzthätigkeit frisch eingefangener, lebenskräftiger Thiere immer nur kurz und dürften wohl nur selten 4—5 Secunden übertreffen. Gelegentlich kann allerdings die gesammte Herzthätigkeit vorübergehend längere Zeit, auch mehrere Minuten lang, vollkommen stillstehen. Zumeist dürfte wohl diese Zeit der Ruhe mit einer Wechselpause zusammenfallen, indessen treten auch Pausen zwischen den zu einer Pulsationsreihe gehörenden Contractionen ein. Gewöhnlich werden solche Pausen bei nicht mehr voll lebenskräftigen Thieren zu beobachten sein, die in ungenügend durchlüftetem oder durch Gifte verunreinigtem Wasser gehalten wurden und daher gewisse Erscheinungen des Absterbens bereits erkennen lassen, während freilich zunächst eine beginnende Athemnoth, die durch Verschlechterung des Athmungswassers hervorgerufen wird, eine Beschleunigung des Pulsschlags zur Folge zu haben scheint.

Die Angaben der Autoren über die Anzahl der die abwechselnden Pulsationsreihen zusammensetzenden Contractionswellen, über die Zeitdauer, in der sowohl die Einzelwelle als die ganze Pulsreihe ablaufen, lauten für die verschiedenen Individuen einer Species, und selbst für verschiedene Lebenszeiten desselben Individuums so verschieden, dass es fast scheinen möchte, es fehle jede

Gesetzmässigkeit im Ablauf der Herzthätigkeit. Bei *Perophora Listeri* schwankt nach den Angaben Lister's (1834) die Dauer der Pulsationsreihen zwischen 30 Secunden und 2 Minuten, und die einzelnen Pulsschläge folgen sich in Intervallen von $1^1/_2$—2 Secunden. Daraus lässt sich entnehmen, dass die Zahl der gleichgerichteten Contractionen in den verschiedenen Pulsationsreihen etwa 20—80 betrug. Auch Gosse zählte ungefähr 30—60 Pulse in einer Reihe und bestimmte die Zeitdauer der Pulsationsreihen auf annähernd 1 Minute. Allerdings bemerkte er auch Unregelmässigkeiten „wie sie im Pulse eines kranken Menschen vorkommen". Ganz andere Zahlen fand Van Beneden (1846) bei *Molgula ampulloides*. In ganz frischen, intacten Thieren zeigten die Herzpulsationen ziemliche Regelmässigkeit. Die aufeinanderfolgenden Pulsationsreihen bestanden aus 180 und 160—170 Contractionswellen, von denen ungefähr 70 in einer Minute abliefen; die Wechselpausen beanspruchten die Zeit von zwei Einzelpulsen.

Viel genauer sind die Untersuchungen von Roule an *Ciona intestinalis*. Ich stelle in der folgenden Tabelle die Ergebnisse seiner Beobachtung an zwei jungen, 2 und 4 cm langen, und an einem völlig erwachsenen, 7 cm grossen Thier zusammen:

	Adviscerale Pulsationen.		Abviscerale Pulsationen.	
	Zahl der Contractionen.	Zeitdauer der Pulsationsreihe in Secunden.	Zahl der Contractionen.	Zeitdauer der Pulsationsreihe in Secunden.
A.	88	95	36	69
2 cm langes	75	111	38	72
Thier.	60	98	32	55
B.	20	33	11	47
4 cm langes	24	45	13	37
Thier.				
C.	24	78	17	57
erwachsenes	26	71	18	53
Thier.	28	75	17	65

Aus diesen angeführten Zahlen ergiebt sich in einer sehr auffälligen Weise einmal ein beträchtliches Ueberwiegen der Anzahl der advisceralen Pulsationen, sodann überdies eine raschere Aufeinanderfolge dieser Contractionen gegenüber den abvisceralen. Noch auffälliger als in den erwähnten Fällen erwies sich ein ähnliches Verhalten bei einer kleineren, 2 cm langen *Ciona intestinalis*, bei der, wie Roule erwähnt, in einer Minute ungefähr 70 adviscerale Contractionen eintraten, während in der gleichen Zeit nur etwa 50 abviscerale sich vollzogen. Eine adviscerale Pulsationsreihe währte oft 2—4 Mal so lang als die vorhergehende oder nachfolgende abviscerale, wie die nachfolgende Tabelle lehrt:

	Zeitdauer der aufeinanderfolgenden Pulsationsreihen (in Secunden).					
Adviscerale Pulsationen:	128	100	80	121	112	105
Abviscerale Pulsationen:	50	36	43	25	42	

In übereinstimmender Weise lehren alle diese Zahlen, dass bei *Ciona intestinalis* eine grössere, sauerstoffreichere Blutmenge in der advisceralen Richtung das Herz durchströmt, als in der umgekehrten, in der etwas sauerstoffärmeres Blut durchs Herz fliesst. Roule schätzt die advisceralen Strömungen auf das dreifache Quantum der abvisceralen. Ein ähnliches Ueberwiegen der advisceralen Pulsationen tritt, wie Krukenberg und Schultze gezeigt haben, bei Salpen nach Einwirkung gewisser Giftstoffe (Helleboreïn) ein, während umgekehrt im absterbenden Thier oft eine ununterbrochene Reihe abvisceraler Contractionen zu beobachten ist.

Mit diesen Ergebnissen stimmen die Befunde Lahille's an *Phallusia mammillata* durchaus überein, nur soll sich das lange, schlauchförmige Herz langsamer contrahiren, denn die Pulse folgen sich mit der sehr geringen mittleren Geschwindigkeit von ungefähr 8 Secunden. In der folgenden Tabelle stelle ich Lahille's Angaben über die Anzahl der Herzcontractionen in den auf einander folgenden Pulsationsreihen von zwei lebenskräftigen erwachsenen *Phallusia* zusammen. Die Thiere wurdem zunächst des Morgens frisch nach dem Fange in wohl durchlüftetem Wasser und dann des Abends wieder beobachtet, nachdem eine Verschlechterung des Athmungswassers eingetreten war:

	Herzthätigkeit am Morgen.				Herzthätigkeit am Abend.			
Individuum *A.*								
Zahl der advisceralen Pulsationen	44	53	51		61	68	60	
Zahl der abvisceralen Pulsationen	25	42	36		54	11	29	
Individuum *B.*								
Zahl der advisceralen Pulsationen	56	28	48	37	68	69	56	27
Zahl der abvisceralen Pulsationen	34	38	40	23	36	39	37	50

Eine Betrachtung dieser Tabelle zeigt in ziemlich auffallender Weise das Vorherrschen der advisceralen Pulsationen sowohl im frischen wie ermüdeten Thier. Bei der Vergleichung der Herzthätigkeit derselben Individuen im sauerstoffreichen und weniger frischen Wasser findet man, dass eine Verlängerung namentlich der advisceralen Pulsationsreihen eintritt, wenn das Athmungswasser sich verschlechtert. Allerdings erblickt Lahille die Ursache der veränderten Herzthätigkeit darin, dass die

Leibesmuskulatur bei ungünstiger Beschaffenheit des Wassers weniger zahlreiche Contractionen ausführte und daher der Ueberdruck im arteriellen Sinussystem, der die Blutumkehr bedinge (siehe unten p. 528), langsamer zu seinem Maxium anwachse. Ausdrücklich erwähnt Lahille, dass dabei eine Beschleunigung des Pulsschlages nicht erfolge. Das steht in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen Krukenberg's an Salpen, widerspricht aber den Befunden Schultze's, der besonders hervorhebt: „eine Verschlechterung des Athemwassers, wie sie sich in einem engen Gefäss sehr bald einstellt, hat unverkennbar neben einer Vergrösserung der einzelnen Pulsationsreihen eine beträchtliche Beschleunigung der Herzschläge zur Folge". Dass sonst im Thierreich die höheren Formen bei eintretender Athemnoth einen beschleunigten Puls zeigen, ist bekannt und erklärt sich aus der Innervation des circulatorischen Centralapparates; bei Tunicaten aber, deren Herz ausschliesslich automatisch thätig sein und nervöser Elemente durchaus entbehren soll, ist eine solche Wechselbeziehung nicht ohne Weiteres verständlich.

Während einerseits bei alten Thieren nicht unbedeutende individuelle Unterschiede in der Länge der abwechselnden Pulsationsreihen und der Schnelligkeit der Aufeinanderfolge der Einzelpulse vorhanden sind, lassen sich andererseits gewisse Verschiedenheiten auch zwischen jungen und ganz erwachsenen Individuen derselben Species (*Ciona intestinalis*) feststellen. Roule schliesst aus den oben (p. 523) mitgetheilten Tabellen, dass die Differenzen zwischen den auf einander folgenden entgegengerichteten Pulsationsreihen bei jungen Thieren grösser seien, als bei vollständig erwachsenen, bei denen durchweg eine grössere Regelmässigkeit beobachtet werde. Auch schlägt in jugendlichen Individuen der Puls rascher; er wird gleichmässiger und langsamer, im Ganzen genommen dem der alten Thiere ähnlicher, wenn nicht mehr volle Lebenskraft vorhanden ist.

Bei den freischwimmenden Larven der Ascidien dürfte vielleicht im Allgemeinen der Pulsschlag ein etwas rascherer sein, als bei den erwachsenen festsitzenden Individuen, wenn freilich mir auch nicht bekannt ist, dass die Frequenz so bedeutend sein könne, wie bei manchen Appendicularien (vgl. oben p. 128). Aus der nachfolgenden kleinen Tabelle, die Lahille für eine 1,5 mm lange Larve eines *Polycyclus Renieri* gegeben hat, ist leicht zu entnehmen, dass die einzelnen Pulsationsreihen ziemlich lang sind und sich aus einer verhältnissmässig grossen Zahl Contractionswellen zusammensetzen. Genauere Zeitangaben fehlen.

Adviscerale Pulsationen	119	107	115	121	126	104	113	111	120
Abviscerale Pulsationen	82	95	92	84	103	75	100	112	93

Die Ursachen der periodischen Umkehr des Blutkreislaufs der Tunicaten sind bereits häufig erörtert worden, aber die Er-

gebnisse, zu denen die verschiedenen Forscher gelangten, weichen weit von einander ab. Schon Hasselt versuchte eine Erklärung für die auffallende Art und Weise der Herzthätigkeit der Salpen zu geben, und er glaubte, dass die Blutkörperchen nach einer Reihe gleichgerichteter Pulsationen der weiteren Herzthätigkeit einen so erheblichen Widerstand entgegensetzen, dass, wenn das Herz überhaupt weiter arbeiten soll, eine Umkehr stattfinden müsse, weil am gegenüberliegenden, bisher venösen Herzende der Widerstand weit geringer sei.

In derselben oder in ähnlicher Richtung bewegen sich die Erklärungsversuche von N. Wagner (1866) und Todaro (1886). Der erstere glaubt, dass die nach einer gewissen Anzahl gleichgerichteter Pulsationen auftretende Ueberfüllung der capillaren Gefässe des einen Körpertheils eine Umkehr der Stromrichtung herbeiführen müsse, und Todaro ist der Ansicht, dass im Besondern die von ihm beschriebene „rete tendinea“ eine periodische Stockung und nachherige Umkehrung des Blutstromes bewirke.

Roule versucht das phylogenetische Auftreten der eigenartigen Herzfunction der Tunicaten aus dem Nutzen zu erklären, den die periodische Stromumkehr für die Respiration, beziehungsweise für die Versorgung aller Organe des Körpers mit möglichst sauerstoffreichem Blut gewähre. Strömt das Blut immer nur in einer Richtung, so erhalten gewisse, vom arteriellen Herzende besonders entfernt liegende Gewebe stets verhältnissmässig sauerstoffarmes Blut, während bei einer Umkehr der Stromrichtung die Verhältnisse sich für sie günstiger gestalten können. Schultze fügt hinzu, dass das Gleiche wie für den Sauerstoff auch für die vom Blute geführten Nährstoffe gelte, und entwirft die folgende Tabelle, die die Beziehungen verschiedener Organe des Salpenkörpers zu dem in ad- oder abvisceraler Richtung kreisenden Blut klarer veranschaulichen soll. Man wird aus dieser tabellarischen Uebersicht unschwer entnehmen, wie die Sauerstoff- und Nährsaftversorgung der verschiedenen Organe einer Salpe mit dem Stromwechsel sich ändert.

Bei abvisceralen Pulsationen ist	die Sauerstoffversorgung	die Nährsaftversorgung
1) in der anterio-ventralen Mantelregion	stark	stark
2) in Gehirn-, Sinnes- und anterio-dorsaler Mantelregion	schwach	schwach
3) in der Kieme	—	schwach
4) im Nucleus und der hinteren Mantelregion	stark	—
Bei advisceralen Pulsationen		
1) in der anterio-ventralen Mantelregion	schwach	schwach
2) in Gehirn etc.	stark	mittelstark
3) in der Kieme	—	stark
4) im Nucleus und der hinteren Mantelregion	schwach	—

Wenn auch das Gefässsystem bei allen höheren Tunicaten im Allgemeinen nach einem im Wesentlichen gleichen Bauplan eingerichtet ist,

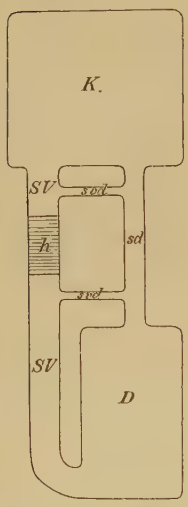
so gilt doch die vorstehende Tabelle nur für die Salpen und nicht auch für die Ascidien. Der Unterschied ist darauf zurückzuführen, dass bei den Salpen einmal das respiratorische Organ auf das mediane dorsale Kiemenband reducirt erscheint, und zweitens das Dorsalgefäss die Hauptmasse seines Blutes bei advisceral gerichteten Pulsationen direct aus dem Herzen bezieht, bei abvisceralen Contractionen direct dem Herzen zuführt. Bei den Ascidien besteht nur selten ein solcher directer Zusammenhang zwischen den hinteren Enden des Herzens und des Dorsalgefässes, weil fast immer ein Capillarsystem, das die ganze oder weitaus grösste Blutmenge des Visceralgefässes aufnimmt, sich hier einschiebt (Fig. 5 und 6, Taf. XXIV). Die Folge ist, dass bei advisceralen Pulsationen das Dorsalgefäss der Ascidien vorwiegend venöses, aber reich mit Nährsäften versehenes Blut enthält, das Hypobranchialgefäss aber sauerstoffreiches, an Nährstoffen armes. Das Gehirn wird daher nur schwach mit Sauerstoff versorgt werden, die vordere ventrale Körperregion aber stark. Bei abvisceralen Contractionen führt das Hypobranchialgefäss der Ascidien venöses, nährsaftreiches Blut, das Dorsalgefäss dagegen sauerstoffreiches, nährsaftarmes; in der vorderen Ventralregion ist daher die Sauerstoffversorgung schwach, in der Region des Gehirns stark.

Wenn es demnach auch zweifellos ist, dass in Folge des Wechsels der Stromrichtung verschiedene Körpertheile besser mit Sauerstoff und Nährstoffen versorgt werden können, als bei einseitiger Blutcirculation, so gilt das doch nicht allein für die Tunicaten, sondern auch für viele andere Thiergruppen, bei denen das Blut stets nur in einer Richtung circulirt. Eine physiologische Erklärung für die eigenartige Herzthätigkeit der Manteltbiere ist ja überhaupt dadurch nicht gegeben, dass gezeigt wird, dass aus ihr dem Thiere ein Vortheil erwächst, sondern es lässt sich aus dem Nutzen, den die wechselnden peristaltischen Herzbewegungen für das Individuum haben, nur verstehen, dass die bestimmte Herzbeschaffenheit, nachdem sie einmal aufgetreten war, sich erhalten und vielleicht vervollkommnet hat.

So wie der oben erwähnte Erklärungsversuch von N. Wagner, geht auch die Theorie Lahille's, die übrigens viel eingehender begründet und durch eine Reihe Experimente gestützt erscheint, davon aus, dass periodische Blutdruckänderungen die Ursache der periodischen Umkehr der Kreislaufrichtung sein müssten. Die gesammten Blutlacunen stellen ein in sich geschlossenes Röhrensystem dar, das mit Flüssigkeit erfüllt ist. Da die Temperatur des Blutes in allen Theilen dieselbe bleibt, kann die Flüssigkeitsbewegung nur durch Druckverschiedenheiten hervorgerufen werden. Diese sind eine Folge der Herzthätigkeit, und die Contractionen des Myocards haben lediglich den Zweck, immer wieder Druckverschiedenheiten in der Flüssigkeit zu erzeugen, die bei der Blutbewegung rasch wieder sich ausgleichen. Nach Lahille lässt sich das gesammte Blutgefässsystem der Tunicaten durch das nachstehende

Schema (Textfigur 125) sehr leicht und übersichtlich darstellen. Es sind zu unterscheiden ein ventrales und ein dorsales Sinussystem, in denen das Blut stets in entgegengesetzten Richtungen sich bewegt. Vorn führen beide in die Lacunen des Kiemendarms, hinten in die die Eingeweide umspülenden Sinus. Diese Lacunen und Sinus sind gegenüber den zu- und abführenden dorsalen und ventralen Gefässen soviel umfangreicher, dass sie sich etwa Seen vergleichen lassen, die in einen Flusslauf eingeschaltet sind. Daher bewegt sich das Blut in ihnen nur sehr langsam, was für die Aufnahme des Sauerstoffs und der Nährstoffe durch das Blut von grosser Wichtigkeit ist. Das Herz liegt stets im Bereich der ventralen Blutbahnen, die übrigens ausser den Sinussystemen der Kiemen und Eingeweide noch durch engere Gefässe mit den dorsalen im Zusammenhang stehen. Doch sind diese dorso-ventral verlaufenden Verbindungscanäle für das Zustandekommen des periodischen Wechsels der Strömungsrichtung nach Lahille's Meinung ohne Bedeutung. Eine nothwendige Voraussetzung aber für die periodische Stromumkehr ist es, dass die Summe aller ventralen Blutcanäle grösser ist, als die der dorsalen. Nach einer Reihe advisceral gerichteter Herzcontractionen müssen dann die die Eingeweide umgebenden Gefässe (*D*) prall mit Blut erfüllt sein, weil aus den ventralen Sinus (*SV*) mehr Flüssigkeit in sie eingeströmt, als durch die engeren Dorsalsinus (*sd*) abgeflossen ist. Der Druck am visceralen Herzende muss sich also mit der längeren Dauer einer advisceralen Pulsationsreihe immer mehr vergrössern und kann endlich so stark werden, dass die Herzthätigkeit ihn nicht mehr zu überwinden vermag. Umgekehrt wird in den Gefässen des Kiemendarms und am hypobranchialen Herzende der Druck abnehmen, und da, wie Lahille annimmt, die Contractionsrichtung des Myocards immer nach dem Ende gerichtet sein müsse, an dem der Widerstand geringer ist, folgen auf eine Anzahl advisceraler Pulse solche in abvisceraler Richtung. Aus diesen resultirt dann eine Ueberfüllung der Kiemengefässe (*D*) bei geringem Druckwiderstand am visceralen Herzende, sodass nach einer längeren oder kürzeren abvisceralen Pulsationsreihe abermals Stromumkehr erfolgt.

Fig. 125.



Schematische Darstellung des Blutkreislaufs der Tunicaten. (Nach Lahille.) *D* = Summe aller die Eingeweide umspülenden Blutcanäle; *h* = Herz in den Ventralsinus eingeschaltet; *K* = Summe aller Blutcanäle des Kiemendarms; *sd* = Sinus dorsalis; *SV* = ventrale Blutsinus; *svd* = dorsoventrale Blutsinus.

Nimmt man aber auch als zutreffend an, dass am jeweiligen arteriellen Herzende der Blutdruck stetig wächst und füglich die Herzkraft übersteigt, dass lediglich nach den Gesetzen der Hydrodynamik dann eine

rückläufige Blutströmung einsetzt, so ist doch damit, wie Schultze zutreffend bemerkt, noch keineswegs ein Grund gegeben, dass die activen Contractionen des Herzens dann ebenfalls in entgegengesetzter Richtung vor sich gehen. Wenngleich gewisse Experimente beweisen, dass Verschiedenheiten in der Stärke des Blutdruckes sowie auch andere Factoren die Richtung des Blutlaufes in gewissem Sinne beeinflussen können, so folgt doch andererseits aus der Thatsache, dass ein völlig aus dem Körper herausgelöstes Herz regelmässig ab- und adviscerale Pulsationen ausführt, der Schluss, dass periodische Stromumkehrungen jedenfalls auch vom Herzen selbst eingeleitet werden. Bei dem gänzlichen Fehlen jeglicher extra- und intracardialer nervöser Elemente (?) muss im Wesentlichen die Herzwand allein die Regulirung der Muskelthätigkeit in einer solchen Weise vornehmen, dass die Aufgaben eines pulsatorischen Centralapparates erfüllt werden können (Schultze).

Schultze stellt sich vor, dass jedes Herzende an und für sich im Stande sei, eine viel grössere Zahl Pulsationen auszuführen, als es geschieht, wenn im lebenden, normalen Thier beide Herzenden sich gegenseitig beeinflussen. Wenn im intacten Herzen das eine Ende seine Thätigkeit einstellt, um der Antiperistaltik zu weichen, so ist seine Reizquelle noch nicht erloschen, sondern wird nur durch die Thätigkeit des entgegengesetzten Endes ganz oder zum Theil verhindert, sich zu äussern. Ausschlaggebend für die Umkehr der Contractionsrichtung sind die Reizquellen an den beiden Herzenden. Physiologisch verhalten sich die Enden gleichartig, aber nach einer bestimmten Arbeitszeit tritt eine Herabsetzung der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens ein, und es nimmt daher am venösen Ende die Frequenz der erzeugten, an sich wirksamen, von Faser zu Faser fortpflanzungsfähigen Contractionsreize ab. Es wird aber die Zahl und Richtung der Pulse immer allein durch dasjenige Herzende bestimmt, dessen Reizfrequenz am wenigsten gesunken ist, während das entgegengesetzte arterielle in Unthätigkeit verharrt. Während der Zeit der Ruhe steigen jedoch wieder die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen, die vorher im thätigen venösen Herzende abnahmen. So tritt bald ein Zeitpunct ein, in welchem die wirksamen Reize am bisherigen arteriellen Ende so überwiegen, dass dieses zur Alleinherrschaft gelangt und venös wird, indem an ihm die Contractionswellen anheben. —

An dieser Stelle möchte ich nicht unterlassen, auf ein eigenthümliches Verhalten des Herzens bei Botrylliden und Distomiden (*Distaplia*) hinzuweisen, das zuerst Pizon (1899) genauer beobachtet hat. Das aus dem befruchteten Ei entstandene Thier (Oozoit) wird hier niemals selbst wieder geschlechtsreif, sondern pflanzt sich nur ungeschlechtlich durch Knospung fort. Gleichzeitig tritt es aber selbst in Rückbildung ein, und während alle anderen Organe degeneriren und functionslos werden, pulsirt

das Herz noch 3—4 Tage lang in normaler Weise weiter. In der Knospe ist das Herz das erste Organ, das in Thätigkeit tritt, bereits 24 Stunden nach Beginn der Knospenbildung contrahirt es sich, während erst 3—4 Tage später die In- und Egestionsöffnung zu vollständigem Durchbruch gelangen. Das erste Knospenthier lebt nur wenige Tage und wird dann rückgebildet, aber auch hier überdauert das Herz alle anderen Organe, indem es noch 3—4 Tage lang weiter schlägt. Pizon führt diese lang anhaltende Herzthätigkeit auf Reflexe zurück, die durch die Blutzellen hervorgerufen werden: „qu'une telle vitalilé n'est pas autre chose qu'un réflexe provoqué par les globules eux mêmes, et comparable à celui que les physiologistes déterminent sur un coeur isolé de grenouille, en y faisant passer un courant sanguin".

2. Die Blutgefässe.

a. Der Bau.

Es ist bereits oben (p. 507) in den einleitenden Worten zum X. Kapitel bemerkt worden, dass die Blutgefässe selbstständig und unabhängig vom Herzen und Pericardium ihre Entstehung nehmen und nicht etwa in der Art sich bilden, dass das Herzepithel von den Ostien aus röhrenförmig weiterwächst und unter dendritischen Verzweigungen die verschiedenen Organe und Gewebe umspinnt. Das gesammte Gefässsystem stellt lediglich die Lückenräume der primären Leibeshöhle dar, die vom Bindegewebe und seiner gallertartigen Zwischensubstanz nicht erfüllt werden. Bei den Appendicularien, bei denen das Bindegewebe in der Leibeshöhle fehlt, entbehren die Blutbahnen durchaus eine zellige Wandung, insoweit die Sinus nicht direct von den inneren Organen oder dem ektodermalen Hautepithel begrenzt werden. Bei den Ascidien ist stets die Leibeshöhle von Bindegewebe mehr oder minder reich erfüllt, und die Blutbahnen werden daher zumeist ganz von diesem umgeben, so dass der Ausdruck gerechtfertigt ist: das Blut bewegt sich in den Zwischenräumen des Bindegewebes. In den Kiemen tritt allerdings, namentlich bei den kleineren Ascidien, die Masse des Bindegewebes beträchtlich zurück, weil die innere Peribranchialwand sich dem Kiemendarm nahe anlegt, und in den feineren und feinsten Gefässen finden sich daher nur äusserst spärliches, stellenweise gar kein Mesenchymgewebe und Gallerte, die das Gefässlumen von den Epithelien der Kieme scheiden.

a. Sieht man von diesen direct zwischen den Kiemendarmepithelien verlaufenden Blutgefässen und von gewissen einfachen Mantelgefässen, auf die schon früher (p. 242) hingewiesen worden ist, ab, so erweisen sich die ursprünglichsten und einfachsten Blutbahnen als besonderer eigener Wandungen entbehrende Lückenräume im Mesenchym resp. in der die primäre Leibeshöhle erfüllenden Gallerte. Van Beneden und

Julin schienen nur diese Art wandungsloser Blutbahnen bei Ascidien zu kennen, denn sie betonten ausdrücklich (1886) „que tous les vaisseaux sont dépourvus, chez ces Tuniciers, de revêtement endothélial". Trotzdem in diesem Fall echte, isolirbare Blutgefässe nicht vorhanden sind, erscheinen doch die Blutbahnen, wenigstens die grösseren, als fest bestimmte persistirende Lückenräume. Sie werden sich bei den Contractionen der Leibesmuskulatur zwar verengen und erweitern, vorübergehend, wenn sie klein sind, ganz schliessen können, später aber doch immer wieder zum Vorschein kommen. Im Laufe der Entwickelung verändert sich der Verlauf der feineren und kleinsten, die grösseren Sinus verbindenden Blutbahnen mehr oder minder erheblich. Da das Bindegewebe, wie die stets nachweisbaren Kerntheilungen bestätigen, wohl während der ganzen Lebenszeit der Thiere wächst und sich verändert, können die Lückenräume in ihm nicht unwandelbar die gleichen bleiben, sondern auch in alten Individuen noch werden grössere Sinus sich verengen und neue sich bilden dürfen. Es bedarf keiner weiteren Erörterung, dass bei diesem Verhalten der peripheren Gefässe der Gegensatz zu dem von epithelialen Schichten gebildeten centralen Pulsationsorgan besonders scharf hervortritt.

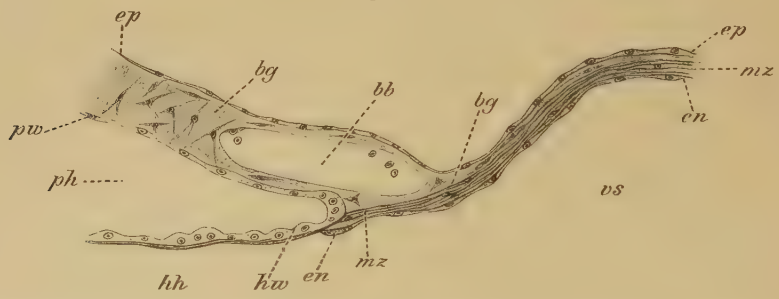
b. Sehr häufig, und zwar besonders in den grösseren Blutgefässen der grösseren Monascidien, zuweilen aber auch in den kleineren Bahnen, ordnen sich die Zellen des das Lumen umgebenden Bindegewebes und der Gallerte zu einem sehr flachen Endothel an. Dieses erscheint an der inneren, vom Blut bespülten Seite entweder glatt und scharf abgegrenzt, oder springt an den Stellen, an welchen die Zellkerne in einer verhältnissmässig reicheren Plasmaansammlung liegen, buckelförmig hervor (Fig. 7 und 10, Taf. XXV); an der äusseren, dem Bindegewebe zugekehrten Seite ist es, seiner Genese entsprechend, von diesem nicht immer scharf abgegrenzt. Es ist auch nicht immer ganz leicht, zu entscheiden, ob in der That ein besonderes Endothel die Blutbahn begrenzt, oder ob nur einzelne amöboide Blutzellen sich dicht an den Rand des Lumens angelegt haben. Eine Verwechselung wird wohl öfter vorgekommen sein, und zumeist wird nur dann sofort eine sichere Deutung zu geben sein, wenn dem Endothel überdies noch Blutzellen ankleben, oder wenn es gelingt, Flächenansichten von den Sinuswandungen zu erhalten und dann durch geeignete Präparationsmethoden die polygonalen Zellgrenzen nachzuweisen (Fig. 9, Taf. XXV).

Ich habe eben das die Blutbahnen auskleidende Endothel aus Zellen des Bindegewebes abgeleitet, und sicher wird das in vielen Fällen zutreffend sein. Andererseits muss aber allerdings auch zugegeben werden, dass amöboide Blutzellen zur Bildung feiner Endothellamellen zusammentreten können, um auf kleineren oder grösseren Strecken die Blutsinus zu umgrenzen.

c. Complicirter erscheint der Bau der Gefässwandungen in manchen grossen, vom Herzen ausgehenden Hauptstämmen grösserer Arten. Bereits

Roule (1884) hat bei *Ciona intestinalis* beobachtet, dass sich an manchen Stellen um grössere Sinus Muskelfasern gruppiren, ohne aber jemals eine vollkommene continuirliche Schicht zu bilden. Ich habe dagegen, so wie schon Heller (1874) bei *Ascidia mentula*, mehrfach bei Monascidien, und zwar auch bei *Ciona*, den vom Herzen entspringenden, von einem Endothel begrenzten grossen Ventralstamm von einer zwar zarten, aber doch über weitere Strecken zusammenhängenden, einheitlichen Muskellage umschlossen gesehen (Fig. 10, Taf. XVIII). Zuweilen (*Ascidia mentula*) sollen die Fibrillen so wie im Herzen quergestreift sein. Stellenweise kann sich zwischen Muscularis und Gefässendothel ein sehr spärliches Bindegewebe einschieben, das aber wohl niemals eine vollkommene Mittelschicht bildet, sondern auf vereinzelte indifferente Mesenchymzellen beschränkt bleibt (Fig. 7, Taf. XXV).

Fig. 126.



Halbschematischer Längsschnitt durch den Vorderrand des abvisceralen Ostiums und die Ursprungsstelle des Hypobranchialgefässes einer *Ciona intestinalis*. $^{325}/_{1}$.
bb = Blutbahn in dem das Pericard umgebenden Bindegewebe; *bg* = Bindegewebsschicht; *en* = Endothel des Ventralsinus; *ep* = Epicard oder Wandung der Perivisceralhöhle; *hh* = Herzhöhle; *hw* = Herzwandung mit Fibrillen, Myocard; *mz* = Muskelzellschicht um das Gefässendothel; *ph* = Pericardialhöhle; *pw* = Pericardialwand; *vs* = Ventralsinus.

Diese die grossen Gefässstämme umgebende Muskelschicht hat eine ganz andere morphologische Bedeutung, als die Herzmuskulatur. Denn während diese dadurch entsteht, dass quergestreifte Fibrillen an der Basis einer Epithelschicht, des Myocards, abgesondert werden, bildet sich jene aus der Aneinanderlagerung ursprünglich vereinzelter, bindegewebsähnlicher Mesenchymzellen, die sich zu Muskelfaserzellen verwandelt haben, und vielleicht sind die eben erwähnten Mesenchymzellen, die gelegentlich zwischen dem Gefässendothel und der Muskelschicht angetroffen werden, solche Elemente, die ihre Differenzirung noch nicht vollendet haben. Es ist daher nicht zutreffend, wenn Roule (1884) den Unterschied zwischen gewissen Stellen der Hauptgefässstämme und dem Herzen nur darin sieht, dass in dem letzteren die Fasern zahlreicher sind und eine vollständige Lage bilden, an den Gefässen dagegen spärlicher sich finden und vereinzelt bleiben.

Ebenso ergiebt sich aus dem geschilderten Bau der Gefässwandungen, dass es durchaus unzulässig ist, wie Roule und vor ihm besonders Heller (1874) angenommen haben, das Herz und Ventralgefäss „nur als Abschnitte eines grösseren zusammenhängenden Gefässstamms, der in seiner ganzen Länge contractil ist und die Fortbewegung des Blutes bald in der Richtung nach vorn, bald nach rückwärts vermittelt" anzusehen. Dass auch die die Hauptgefässe umgebenden Muskelfasern für die Fortbewegung des Blutes nicht ganz ohne Bedeutung sein werden, möchte ich zwar ebenfalls annehmen, aber diese ihre Leistung wird doch vielleicht gegenüber der treibenden Kraft des Myocards so sehr in den Hintergrund treten, dass man mit Recht, wie es oben (p. 520) geschehen ist, die Regulirung der wechselnden Strömungen überall als lediglich vom Herzen veranlasst betrachten darf. In den Fällen, in denen die Muskulatur an der Wurzel des ventralen Hauptstamms besonders mächtig entwickelt ist, mag es vielleicht bei der Präparation des abgetödteten Thieres nicht immer ganz leicht sein, die Grenze gegen das Herz hin mit voller Sicherheit festzustellen, und es möchte dann vielleicht in der That bei weniger eingehender Untersuchung der Irrthum nahe liegen, Herz und Gefässstamm als zwei gleichwerthige Abschnitte eines grossen ventralen Sinussystems anzusehen. Jedoch lehrt jeder Längsschnitt durch die Region des Ostiums sofort den wesentlichen Unterschied zwischen dem centralen und peripheren Theil des Gefässapparates und zeigt, wie diese beiden ursprünglich getrennten und verschiedenen Theile erst durch nachträgliche Verwachsung inniger mit einander sich verbunden haben (Textfigur 126). Der Gegensatz und die Grenze zwischen der epithelialen Muskulatur des Herzens und den Muskelfaserzellen des Gefässes sind dann unverkennbar.

d. Während in den zuletzt beschriebenen Fällen die in verschiedenen Richtungen verlaufenden Muskelfasern ein besonderes Gefässendothel umgeben, fehlt dieses in den kleineren Gefässen der Monascidien und bei den meisten Synascidien an allen oder doch den meisten Stellen; und wenn daher hier im Bereiche der Gefässe Muskelfaserzüge auftreten, so werden sie häufig direct vom Blut bespült (s. Fig. 9 und 10, Taf. XIX), oder sind nur durch eine zellenfreie, dünne Gallertschicht von der Flüssigkeit getrennt. In der Regel verlaufen dann die Blutbahnen in der Längsrichtung der sie begrenzenden Muskelstämme, wenngleich auch zahlreiche kürzere Verbindungscanäle vorkommen, die die Muskelstränge quer oder schräg durchsetzen. Dieses Verhalten, dass die Gefässwandungen zum Theil direct von Muskeln gebildet werden, ist in den muskelreichen Leibeswandungen der grösseren Ascidien sehr häufig zu beobachten, und das ursächliche Moment ist darin zu suchen, dass die verhältnissmässig mächtige Leibesmuskulatur der guten Ernährung wegen einer reichen Umspülung mit Blutflüssigkeit bedarf. Da ein geschlossenes capillares Endothel der Gefässe fehlt, muss das geschilderte Vorkommen zur Entwickelung gelangen.

Besonders auffallend erscheinen diese Beziehungen zwischen Blutbahnen und Muskelsträngen im Kiemendarm vieler einfachen und zusammengesetzten Ascidien. Es ist bereits oben (p. 496) erwähnt worden, dass in den die Peribranchialräume durchsetzenden Trabekeln grosser Ascidien neben den Blutbahnen Muskelstränge vorkommen, die ringförmig oder in der Längsrichtung verlaufen. Zum Theil sind die Blutbahnen direct von den Muskeln begrenzt, und stellenweise kann die grosse centrale Blutbahn des Trabekels vollständig von einer Ringmuskelschicht umgeben sein, so dass das Gefäss wie ein Hohlmuskel erscheint (vgl. Fig. 6, Taf. XXII).

Auch in dem primären Gitterwerk der Kieme in und an den feinen capillaren Blutbahnen treten oft sehr zahlreiche und regelmässig angeordnete Muskelzellen auf, deren Bedeutung wohl auch vornehmlich darin bestehen dürfte, zur Fortbewegung des Blutes mit beizutragen. In den grösseren Quergefässen erster Ordnung der Monascidien (*Ciona intestinalis* u. a.) sind diese quer verlaufenden Muskelstränge meist ziemlich ansehnlich und stark, aber auch bei vielen kleineren Synascidien kommen, worauf zuerst Lahille, Herdman und Maurice hingewiesen haben, in den Quergefässen Muskelfaserzüge vor, über deren Verlauf im folgenden XI. Kapitel näher berichtet werden soll. Ebenso finden sich gelegentlich in den Längsgefässen Muskelstränge (*Diplosomoides molle*, *Polycarpa viridis*). Alle diese Muskelfaserzellen gehören dem die Blutbahnen umgebenden Mesenchym an; da aber dieses zwischen den beiden Epithelien der Kiemenwand immer nur spärlich auftritt, bilden häufig die Muskelzüge die Gefässgrenzen, und bei stärkeren Contractionen der Thiere kommen dann die Faserzüge ganz innerhalb der Blutsinus zu liegen (Lahille).

Abgesehen von den eben erwähnten Trabekelgefässen, ist auch an anderen Stellen zuweilen die ganze Blutbahn von einer zusammenhängenden Muskelfaserschicht umschlossen, und das Gefäss erscheint dann durchaus wie ein Hohlmuskel. Dieses Verhalten findet sich sehr scharf ausgeprägt in den röhrenförmigen Mantelgefässen vieler Synascidien und ist bereits oben (p. 243) geschildert worden; zweifelhaft blieb es dagegen, ob die sogenannten Spiralfasern, die die Blutbahnen in den Doppelgefässen des Cellulosemantels umschliessen, ebenfalls als muskulös angesehen werden dürfen (s. oben p. 245). —

Nicht unerwähnt darf es an dieser Stelle bleiben, dass sich bei einer Anzahl Ascidien, bei denen im Mesenchym Kalkspicula zur Entwickelung gelangen, kalkige Bildungen auch in den Blutgefässen finden. Das gilt im Besonderen von den Gattungen *Rhabdocynthia* und *Culcolus*, bei denen häufig auch grössere Blutbahnen von Spiculis gestützt und durchsetzt erscheinen, so dass die Lumina klaffend bleiben und nicht so leicht collabiren (Herdman).

b. Der Verlauf der Blutbahnen.

Während die Lage und der Verlauf der grossen Hauptblutbahnen bei allen Ascidien im Wesentlichen sich gleichen, treten im Verhalten der kleineren Gefässe und namentlich der capillaren Verzweigungen in der Leibeswand und an den Eingeweiden recht bedeutende Unterschiede auf. Solche Verschiedenheiten finden sich nicht nur zwischen den verschiedenen Arten und Gattungen, sondern auch innerhalb einer Species bei verschiedenen Individuen. Schon Lacaze-Duthiers und Delage (1892) haben mit Recht hervorgehoben, dass man unter den Cynthien kaum zwei Individuen einer Art auffinden dürfte, deren Gefässverzweigungen nach Injectionen das gleiche Aussehen darbieten würden. Zum Theil mag das allerdings, wie jene Autoren annehmen, daraus sich erklären, dass nicht alle Abschnitte des weit verzweigten Sinussystems gleichmässig sich mit der Injectionsmasse füllen, sondern je nach Zufall die Flüssigkeit vorwiegend in die einen oder anderen Canäle eingespritzt wird, so dass das Bild der dendritischen Gefässverästelungen immer anders erscheinen muss. Aber ich glaube nicht, dass das die einzige Ursache der Verschiedenheit ist, sondern ich nehme thatsächlich vorhandene individuelle Unterschiede im Verlauf der Gefässverzweigungen an, wie sie sich aus der Untersuchung von Schnittserien auch durch solche Thiere ergeben, die vorher nicht injicirt wurden.

Auf eine genauere Darstellung des Verlaufs und Vorkommens dieser kleineren, fast immer wandungslosen Blutbahnen kann hier nicht eingegangen werden. Die verwickelten netzartigen Verzweigungen lassen sich ohne zahlreichere Illustrationen kaum anschaulich genug schildern, und überdies zeigt die grosse Variabilität, dass ein allgemein typisches Verhalten nicht nachweisbar ist. Bei der Beschreibung der grösseren Gefässstämme und Blutbahnen erhebt sich insofern eine Schwierigkeit, als in der Benennung der verschiedenen Gefässe eine grosse Unsicherheit besteht und eine einheitliche Nomenclatur bisher nicht erreicht werden konnte.

Manche Autoren (Lacaze-Duthiers) haben, wenn auch nicht alle Blutgefässe, so doch einen grossen Theil entweder als Arterien resp. Aorten oder als Venen bezeichnet. Ich glaube nicht, dass es zweckmässig sein möchte, bei Tunicaten überhaupt diese Bezeichnungen der Gefässe anzuwenden, denn da die Richtung des Blutstroms periodisch sich ändert, wechselt gleichzeitig auch die Bedeutung der Arterien und Venen, indem die zuerst als Venen das Blut in das Herz führenden Stämme nunmehr als Arterien thätig sind, und umgekehrt die früheren Arterien jetzt zu Venen geworden sind. Glaubt man aber, ohne die Namen Arterien und Venen nicht auskommen zu können, so muss dann wenigstens der Standpunct consequent eingehalten werden, dass alle Namen gleichzeitig für eine ganz bestimmte Contractionsrichtung des Herzens zutreffend gewählt erscheinen. Man wird sich daher zunächst schlüssig

machen müssen, ob man bei abvisceralen Contractionen das hintere Herzende oder bei advisceralen das vordere als venös betrachten und dementsprechend entweder den vorderen ventralen Sinus, oder den hinteren, zu den Eingeweiden ziehenden Gefässstamm als eine Aorta bezeichnen soll. Bei dem häufigen Ueberwiegen der advisceralen Pulsationen (vgl. oben p. 523) lässt sich die letztere Auffassung, die auch in den Abbildungen auf Taf. XXIV ihren Ausdruck gefunden hat, bis zu einem gewissen Grade rechtfertigen. Verfehlt aber ist es und nicht zu billigen, wenn sowohl vom vorderen, wie vom hinteren Herzende ausgehende Gefässe als Aorten oder Arterien bezeichnet werden. So nannte z. B. Lacaze-Duthiers den am Hinterende des Herzens entspringenden, die Eingeweide versorgenden Gefässstamm aorte viscérale resp. artère gastrique, und gleichzeitig den vom Vorderende ausgehenden Ventralsinus: aorte branchio-cardiaque, und er gründete diese Namen darauf, dass in den betreffenden Gefässen die Beschaffenheit des Blutes die gleiche sei. Wie die Abbildungen auf Taf. XXIV lehren, führen diese Blutbahnen bei advisceralen Contractionen des Herzens in der That alle mehr oder minder sauerstoffreiches, arterielles Blut. Kehrt sich die Stromrichtung um, so enthalten dann dieselben Gefässe venöses Blut.

Darnach wird man trachten müssen, die Bezeichnungen der Blutgefässe als Venen oder Arterien gänzlich zu vermeiden, und es lässt sich auch in der That ohne sie eine klare Darstellung des peripheren Gefässapparates geben. Die älteren Autoren, die allerdings nur wenige Gefässe kannten und besonders benannten, wählten die Namen derart, dass durch sie die Lagebeziehungen nur im Allgemeinen gekennzeichnet erschienen. So beschrieb Milne Edwards einen „grand sinus thoracique ou ventral" und einen „sinus dorsal", in denen das Blut immer in entgegengesetzten Richtungen ströme, so dass immer der eine als Vene, der andere als Arterie functionire. Diese Bezeichnungen werden in der gleichen Form oder nur wenig verändert von vielen Autoren (Heller) bis auf den heutigen Tag angewendet. Da aber ausser diesen beiden Hauptstämmen noch zahlreiche andere zu unterscheiden und zu benennen sind, kann die Namengebung nicht lediglich nach den grossen Körperregionen erfolgen, in denen das Gefäss verläuft, sondern es müssen noch andere Gesichtspuncte massgebend werden.

Lacaze-Duthiers und Roule, die eine grössere Anzahl besonderer Gefässe bei den einfachen Ascidien unterschieden haben, sahen, wenigstens für die kleineren Canäle, von rein topographischen Namen wie „dorsal" und „ventral", „vorn" und „hinten" ab und benannten sie nach den Organen, die sie durch einen Blutstrom verbinden. Schultze ist allerdings im Recht, wenn er diese Nomenclatur als schwerfällig bezeichnet, ich glaube aber nicht, dass sie entbehrlich ist, wenn man auch die kleineren Gefässe durch einen sofort verständlichen Namen so kennzeichnen will, dass ihr Verlauf und ihre Lage ohne Weiteres klar werden. Denn es scheint mir nicht, dass das Vorgehen, das Vogt und

Yung und neuerdings besonders Schultze beobachtet haben, besser geeignet sei, die Namengebung der Blutgefässe bei Ascidien und Salpen einheitlich und übersichtlich zu gestalten.

Diese Autoren nennen ein jedes Gefäss nur nach dem einen Organ, an das es nach seinem Abgang vom Herzen unmittelbar herantritt. So heissen Milne-Edwards' Ventralsinus: Canalis hypobranchialis, der Dorsalsinus: Canalis branchialis. Ich finde nicht, dass diese neuen Namen einen wesentlichen Vorzug vor den alten aufzuweisen hätten. Denn wenn Schultze den Ventralsinus deshalb nicht mit Roule und Lacaze-Duthiers als Sinus branchio-cardiaque bezeichnen will, weil dieser Name mit gleichem Recht auf den Dorsalsinus der Salpen angewendet werden könnte, wenn die Herzcontractionen in abvisceraler Richtung erfolgen, so ist dagegen einzuwenden, dass Schultze's Bezeichnung Canalis branchialis für den Dorsalsinus der Salpen bei vielen Ascidien sehr viel zutreffender auf den Ventralsinus passen würde, denn das direct aus dem Herzen entspringende und am nächsten zu den Kiemen führende Gefäss ist hier zumeist der Ventralsinus, und nicht die dorsale Blutbahn. Dazu kommt noch das andere Bedenken, dass das eben erwähnte Princip der Namengebung für kleinere Gefässstämme als nicht ausreichend erscheint. An ein und dasselbe innere Organ treten zuweilen von mehreren Seiten Gefässe heran, um sich an ihm capillar aufzulösen. So bemerkt man z. B. am Darmtractus in der Regel einen stärkeren Stamm, der aus dem hinteren Herzende entspringt und von französischen Autoren als artère gastrique bezeichnet wird (Fig. 8, Taf. XXIV); auf ihn würde auch Schultze's Bezeichnung: canalis intestinalis resp. visceralis anwendbar sein. Daneben finden sich aber auch noch andere Gefässverzweigungen, die einen ganz anderen Ursprung haben: an das Intestinum tritt ein starker Gefässstamm, der aus dem Lacunensystem der Leibeswandungen entspringt, und endlich umzieht ein Capillarnetz, das von den hintersten Verzweigungen des Dorsalsinus ausgeht, den Vordertheil des Verdauungstractus. Auf diese Gefässe sind doch, streng genommen, die Schultze'schen Namen canalis intestinalis oder canalis branchialis nicht recht anwendbar, und es zeigt sich daher, dass es durchaus nicht immer am zweckmässigsten ist, in Nomenclaturfragen einen einseitigen principiellen Gesichtspunct in allen Consequenzen starr zur Durchführung zu bringen. Ich werde daher im Folgenden für die verschiedenen Blutgefässe sowohl rein topographische Namen anwenden, als auch ähnliche Doppelnamen, wie sie schon von früheren Autoren gebraucht wurden.

Es ist bereits oben (p. 528) berichtet worden, dass der Verlauf des gesammten Blutgefässsystems sich auf ein sehr einfaches Schema zurückführen lässt (vgl. Textfigur 125). Ein dorsales und ventrales Sinussystem stehen vorn im Bereich des Kiemendarms, hinten bei den Eingeweiden durch zahlreiche Canäle mit einander in Verbindung. Die Herzhöhle

gehört dem ventralen Sinus an, wenngleich sie vielleicht in weitaus der Mehrzahl der Fälle durchaus nicht so weit nach vorn zu liegt, als es die schematische Abbildung zeigt, und ihre Wand entwickelungsgeschichtlich eine vollkommen selbstständig und unabhängig von den Gefässen aufgetretene Bildung darstellt, die zeitlebens auch in histologischer Beziehung sich scharf von diesen unterscheidet. Der vordere Abschnitt des ventralen Sinus führt das Blut vom Herzen direct zu der Kieme, beziehungsweise von dieser zum Herzen zurück, der am hinteren Herzende entspringende versorgt die Eingeweide.

Bei der nachfolgenden Beschreibung des Verlaufs der wichtigsten Blutbahnen werden zunächst die direct aus dem vorderen und hinteren Ende des Herzens entspringenden Gefässe scharf auseinander zu halten sein, ganz unabhängig davon, dass auch der hintere Stamm gelegentlich z. Th. ventral verlaufen kann. Dann werden die Blutgefässe und Sinus zu beachten sein, die nicht mehr durch einen einheitlichen Canal direct mit dem Herzen im Zusammenhang stehen, sondern mit diesem nur indirect durch ein capillares Sinussystem verbunden sind. Doch besteht zwischen diesen beiden Gefässarten nicht immer ein scharfer und durchgreifender Gegensatz, denn es kann neben der indirecten, capillaren Verbindung eines Gefässes mit dem Herzen noch eine mehr directe durch einen stärkeren, ungetheilten Canal gleichzeitig vorhanden sein. Das ist z. B. zuweilen am Hinterende des grossen Dorsalgefässes der Fall.

Ich glaube, dass es leichter möglich sein wird, eine klare Vorstellung von dem complicirten Verlauf des Gefässsystems der Ascidien zu gegewinnen, wenn in der folgenden Darstellung die Blutbahnen nicht ausschliesslich nach den eben angeführten Gesichtspuncten in verschiedene Gruppen gebracht werden, sondern wenn bei der Eintheilung auch darauf Rücksicht genommen wird, welche Organe die betreffenden Gefässe zu versorgen haben. Daher gliedert sich uns der Stoff in folgender Weise:

1. Das Hypobranchialgefäss (Canalis hypobranchialis Schultze's, grand sinus thoracique ou ventral Milne-Edwards', Aorte branchio-cardiaque, Sinus de l'endostyl ou sinus ventral Lacaze-Duthiers', Sinus branchio-cardiaque ou sinus branchial inférieur ou ventral Roule's; Ventralgefäss Heller's, Bauchcanal Vogt's, great dorsal branchial channel Hancock's). Aus dem vorderen Herzende entspringt bei allen Ascidien das Hypobranchial- oder Ventralgefäss. Es verläuft dicht beim Endostyl in der Medianebene nach vorn, um sich am vordersten Ende des Kiemendarms in die Flimmerbogencanäle und eine Anzahl feiner Aeste, die nach der Ingestionsöffnung zu verstreichen, aufzulösen. Wohl nur bei den kleinsten Synascidien stellt dieses Ventralgefäss einen besonderer Endothelwandungen durchaus entbehrenden Sinus dar; bei den Monascidien dürfte es, wenn auch vielleicht nicht immer ganz, so doch wenigstens im hinteren Abschnitt von einem Endothel begrenzt und sehr häufig überdies von einer zarten Muskellage umschlossen sein. Gewöhnlich ist das Hypobranchialgefäss unter allen Blutbahnen am leichtesten

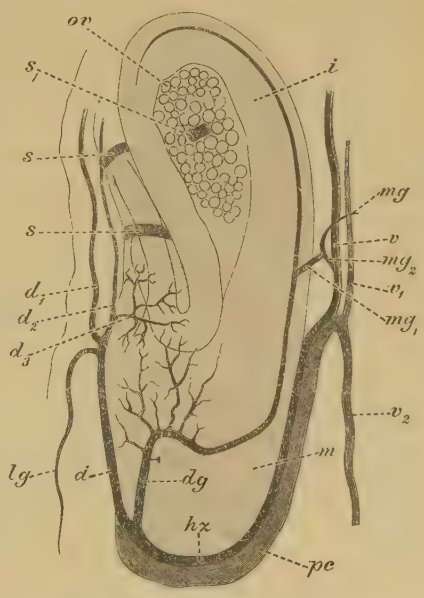
zu erkennen, einmal, weil es eine so beträchtlich sein kann, dass im Endostyls vom Gefässlumen noch figur 116, p. 486), und weil zweitens Endothel und Muscularis häufig gerade hier am schärfsten entwickelt erscheinen.

Nicht immer verläuft aber ventral beim Endostyl nur ein einziger Längsstamm, sondern an Stelle eines einheitlichen Hypobranchialgefässes begegnet man zuweilen zwei oder mehreren kleineren Stämmen, welche neben oder übereinander liegen (vgl. Textfigur 72, p. 347) und meistens nicht vollkommen in ihrer Weite mit einander übereinstimmen (Fig. 7, Tat. XXIV). Auf allen Querschnitten durch die Ventralregion sieht man überdies noch eine meist grössere Zahl kleiner Lacunen getroffen, die schräg oder ringförmig verlaufen, auf kurzen Strecken das grosse Ventralgefäss, von dem aus sie entspringen, begleiten, die aber nur kurz sind und niemals die ganze Länge des Endostyls erreichen. Es ist oft nicht ausführbar, diese Nebenästchen von den Hauptlängsstämmen scharf zu unterscheiden, wenn nur Querschnitte zur Untersuchung vorliegen.

Zuweilen unterscheiden sich die ventralen Längsstämme, wenn mehrere neben einander vorkommen, ziemlich auffallend durch ihren Bau. Das soll z. B. nach Heller bei *Ascidia mentula* der Fall sein, wo im vorderen Körperabschnitt ventral vom Endostyl 2 grössere Gefässstämme dicht neben einander verlaufen (Textfigur 127). Das rechte Gefäss soll in seinem Bau mit dem Herzen im Wesentlichen übereinstimmen*)

sehr ansehnliche Weite besitzt, die Querschnitt der Umfang des ganzen übertroffen wird (vgl. hier Text-

Fig. 127.



Halbschematische Darstellung des Verlaufs der Hauptgefässstämme von *Ascidia mentula*. (Nach Heller, etwas verändert.) d = Dorsalgefäss; d_1 = dorsaler, d_2 = ventraler Ast desselben; d_3 = Verzweigungen des Dorsalgefässes an den Eingeweiden; dg = rechtsseitiges Darmgefäss = rechter Ast des Visceralgefässes, der linke ist nicht sichtbar; hz = Herz; i = Intestinum; lg = dorsaler Stamm für die Leibeswand; m = Magen; mg = Mantelgefäss; mg_1 u. mg_2 = die beiden Wurzeln desselben; ov = Ovarium; pc = Pericard; s u. s_1 = Lacunensysteme um die Eingeweide, durch drei Trabekelgefässe mit den Kiemen verbunden; s = Branchiointestinalgefässe; s_1 = Branchiogenitalgefäss; v = vorderes rechtes Ventralgefäss; v_1 u. v_2 = linker und hinterer Ventralstamm.

*) Da Heller den Bau der Herzwand selbst nicht richtig beurtheilt hat, ist es begreiflich, dass auch seine Darstellung des Baus der Gefässwände nicht ganz zutreffend

und quergestreifte Muskelfibrillen besitzen, während das linke ein etwas feineres Rohr darstellt, nur mit glatten Muskelfasern versehen ist und einen starken Ast nach hinten entsendet, der bis zum Hinterende des Endostyls hinzieht. Einen solchen hinteren Stamm des Hypobranchialgefässes wird man wohl überall da finden müssen, wo das Herz bis weit nach vorn reicht, so dass die Ventralstämme ungefähr in der Mitte des Thieres oder gar noch weiter vorn ihren Ursprung nehmen, während die Kiemen sich bis nahezu an das hintere Körperende ausdehnen. Dieser hintere Kiemenabschnitt kann daher nur von einem besonderen Nebenstamm des vorderen Hypobranchialgefässes aus versorgt werden (Fig. 7, Taf. XXIV).

Die Ventralstämme sind deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil sie — bei abvisceralen Contractionen des Herzens — das Blut in die Kiemen führen, denn es entspringen seitlich eine grosse Anzahl kleinerer Quergefässe, die zwischen den beiden Epithelien der Kiemen und in den Quer- und Längsfalten des Kiemendarms verlaufen. Diese Kiemengefässe werden weiter unten noch beschrieben werden. Im vorderen Abschnitt entspringen aus dem Hypobranchialgefäss, wie am Eingang dieses Abschnitts schon bemerkt wurde, die im Flimmerbogen und im ventralen Theil des Ingestionssiphos verlaufenden Gefässstämmchen, während seitlich auf der ganzen Strecke sehr zahlreiche kleine Aestchen ihren Ursprung nehmen, die rechts und links vom Endostyl sich oft so reich verzweigen, dass sie an der Ventralseite des Kiemendarms ein feinmaschiges Gefässnetz entstehen lassen. Ferner entspringen stets aus den Ventralgefässen ein oder mehrere Stämme, die mehr an der Aussenseite in die Leibeswand eintreten und sich in dieser verästeln; und wo besondere Gefässe im Cellulosemantel vorhanden sind, stammen diese mindestens mit einer Wurzel aus dem Hypobranchialgefäss (siehe weiter unten p. 551).

2. **Das Dorsalgefäss** (Sinus dorsal Milne-Edwards', veines du raphé postérieur Lacaze-Duthiers', Sinus viscero-branchial oder Sinus branchial supérieur ou dorsal Roule's, Dorsalstämme Heller's, Eingeweidekiemencanal Vogt und Yung's, great ventral branchial channel Hancock's). Der Bau des Dorsalgefässes zeigt ganz ähnliche Verschiedenheiten wie der des ventralen Stammes. Bei den kleinen Synascidien entbehrt der Dorsalsinus besonderer Wandungen; bei den meisten Monascidien findet sich eine besondere Endothelauskleidung, und zuweilen wird diese noch von einer zarten Muscularis umschlossen, die

---

ist. Ich glaube nicht, dass in den grossen Ventralstämmen der *Ascidia mentula* das Endothel vollkommen fehlen und, wie Heller angiebt, die Muscularis direct das Lumen begrenzen wird. Eine Uebereinstimmung im feineren Bau der Herz- und Gefässwand wird sicher auch hier nicht bestehen, und daher erscheint auch die Schlussfolgerung hinfällig, die Heller aus seinen Beobachtungen gezogen hat, indem er behauptet: „Herz und Ventralstamm erscheinen mithin nur als Abschnitte eines grösseren, zusammenhängenden Gefässstamms, der in seiner ganzen Länge contractil ist."

sich aus glatten Muskelfasern zusammensetzt. In der Regel verlaufen die Fasern mehr oder minder schräg zur Längsrichtung des Gefässes und liegen ziemlich parallel zu einander, in seltenen Fällen erscheint die Muscularis zweischichtig, indem ausserhalb einer aus quer gerichteten Fasern bestehenden Schicht eine Lage von Längsfasern zur Entwickelung gelangt (*Ascidia mentula* nach Heller).

So wie auf der Ventralseite findet man auch auf der dorsalen sehr häufig nicht nur einen, sondern zwei und auch mehrere Längsstämme. Zuweilen erscheint ein grosses Längsgefäss durch eingewuchertes Bindegewebe auf gewissen Strecken in mehrere kleinere Blutbahnen aufgelöst. Sind zwei grössere Dorsalgefässe vorhanden, so liegen beide gewöhnlich ziemlich genau in der Medianebene übereinander, das eine mehr auswärts, das andere, das Heller „Epibranchialstamm" genannt hat, oft tief in die Dorsalfalte des Kiemendarms eingesenkt (Textfigur 67, p. 336, Fig. 7, Taf. XIX). Nach Heller unterscheiden sich die beiden Dorsalstämme bei *Ascidia mentula* recht auffallend von einander, indem der innere nur von einer einschichtigen Muscularis, der äussere von einer Quer- und Längsfaserschicht umschlossen wird. Nach vorn zu verlaufen die beiden Dorsalgefässe wohl überall im Wesentlichen selbstständig neben einander und verästeln sich auch ein jedes selbstständig; doch können kleinere Verbindungscanäle zwischen beiden an verschiedenen Stellen auftreten. Am Hinterende scheinen sie sich dagegen zumeist zu einem unpaaren Medianstamm zu vereinigen.

Das Hinterende des Dorsalsinus verhält sich sehr verschieden. Selten kann man, wie es nach den Untersuchungen Heller's bei der Gattung *Ascidia* der Fall sein soll, das Dorsalgefäss als einen grossen einheitlichen Stamm nach hinten zu bis an das Hinterende des Herzens verfolgen (Textfigur 127, Textfigur 47, p. 249). Zumeist löst sich der hintere Abschnitt des Gefässes in kleinere Canäle und Blutsinus auf (Dorsointestinal- oder Dorsoviscerale äste), die die Eingeweide umgeben, so dass — bei advisceralen Herzcontractionen — das Dorsalgefäss nicht direct aus dem Herzen, sondern erst aus dem den Darm umgebenden Capillarsystem das theilweise bereits venös gewordene Blut erhält. (Molguliden nach Lacaze-Duthiers. Vgl. Fig. 5 und 6, Taf. XXIV). Neben dieser capillaren Verbindung mit dem hinteren Herzende kann gleichzeitig noch die directe durch einen gröberen Gefässstamm bestehen. — Bei den Cynthideen (*Polycarpa varians*, Fig. 8, Taf. XXIV) spaltet sich nach Lacaze-Duthiers und Delage das Hinterende des Sinus dorsalis in drei Aeste: einen mittleren, einen stärkeren links und einen schwächeren rechts vom Oesophagus verlaufenden; alle drei lösen sich am Verdauungstractus in ein capillares Sinussystem auf. Bei *Molgula* fand Lacaze-Duthiers, dass das Dorsalgefäss in zwei starke Aeste sich gabelt, die an den Vorderabschnitt des Verdauungstractus herantreten und besonders im Bereich der Leber unter vielen Verzweigungen ein Capillarnetz bilden. Bei ad-

visceralen Pulsationen führen diese Capillaren venöses Blut, und Lacaze hat daher, vielleicht aber nicht sehr passend, die beiden Hinteräste des Dorsalsinus veines hépatiques genannt.

Besonders eingehend hat Roule das Verhalten der hinteren Dorsalgefässendigungen bei *Ciona intestinalis* beschrieben. Auch hier lassen sich im Allgemeinen drei starke Aeste unterscheiden. Der eine Seitenast löst sich am Oesophagus und Magen in ein reiches Capillarsystem auf, das mit dem in der Magenregion liegenden Sinussystem des Visceralgefässes im Zusammenhang steht; Roule hat diese Verzweigungen als branches stomaco-branchiales bezeichnet. Der Mittelast verzweigt sich am Ovarium (branches ovario-branchiales), und diese Ovariallacunen stehen auch mit denen des Magens in Verbindung (branches stomaco-ovariennes), so dass dieser Mittelast in seinem ganzen Verlaufe, bis er an die Endigungen des Visceralgefässes herantritt, gleichsam zwei aufeinanderfolgende capillare Auflösungen erfährt. Der linke Seitenast breitet sich mit seinen zahlreichen Verzweigungen am Intestinum aus (sinus intestino-branchial).

Am Vorderende löst sich der Dorsalsinus in ein feines Lacunensystem auf, das Ganglion, Neuraldrüse und Flimmergrube umspinnt und sich bis zur Spitze des Mundsiphos fortsetzt, während seitlich die den Flimmerbogen durchsetzenden Blutbahnen aus- resp. eintreten. Sind zwei Dorsalgefässe vorhanden, so scheint nur der innere Epibranchialstamm vorn mit den Flimmerbogengefässen direct im Zusammenhang zu stehen, der äussere dagegen den Sipho und die Mundtentakel zu versorgen (Heller).

Während seines Verlaufs giebt der Dorsalstamm zahlreiche Seitenzweige ab. Von der grössten Bedeutung sind die in die Kiemen führenden Canäle, die eine Verbindung mit dem Hypobranchialgefäss herstellen. Ferner entspringen namentlich im vorderen Abschnitt zahlreichere kleinere, zuweilen auch nur sehr wenige, manchmal nur eine, grössere, weit verzweigte Blutbahnen, die die Leibeswandung versorgen (Fig. 5, Taf. XXIV). Da, wo zwei Dorsalgefässe nebeneinander verlaufen, finden sich überdies mehr oder minder zahlreiche kleine Verbindungscanäle, deren schon oben gedacht wurde. Die Kiemengefässe scheinen dann immer nur in den inneren Dorsalstamm zu münden, während die die Leibeswand versorgenden Aeste hauptsächlich vom äusseren Stamm ihren Ursprung nehmen (Heller).

3. **Die Gefässe des Kiemendarms.** Die an den Kiemendarm herantretenden Gefässe haben in erster Linie respiratorische Bedeutung, wenngleich nicht alle für die Athmung von gleich grosser Wichtigkeit sind. Ein grosser Theil dieser Gefässe ist überdies dadurch bedeutungsvoll, dass durch ihn allein eine directe Verbindung zwischen den beiden bisher behandelten ventralen und dorsalen Gefässstämmen geschaffen und der Kreislauf des Blutes ermöglicht wird. Die im ganzen Bereich des

Kiemendarms auftretenden Gefässe und Blutbahnen sind recht verschiedenartig. Im vordersten Abschnitt werden wir zu unterscheiden haben die Tentakelgefässe und dicht dahinter die im Flimmerbogen verlaufenden Canäle. Sehr verwickelt gestaltet sich der Gefässverlauf in den eigentlichen Kiemen, in denen stets in sehr verschiedenen Richtungen verlaufende, grössere und kleinere, oft netzförmig verästelte, mit einander anastomosirende Canäle und Lacunen angetroffen werden.

a. Die Tentakelgefässe. Die Art und Weise, wie die Mundtentakel mit Blutgefässen versehen werden, ist nicht überall die gleiche. Es müssen auseinander gehalten werden die meist ringförmig verlaufenden Gefässe des Tentakelträgers und die in die einzelnen Tentakel selbst eintretenden und sich hier oft verzweigenden Tentakelgefässe im engeren Sinne.

Am genauesten lautet die Darstellung, die Lacaze-Duthiers (1874) für *Molgula* gegeben hat. Hier verlaufen im Inneren des ringförmigen Tentakelträgers, dem die verzweigten Tentakel aufsitzen, zwei geschlossene Ringsinus parallel neben einander. Der eine, das hypobranchiale Tentakelträgergefäss, das Lacaze-Duthiers cercle inférieur aux tentacules ou couronne artérielle nennt, entspringt als ein starkes, in der Medianebene ventral verlaufendes Gefäss dem Hypobranchialstamm. Der andere, der dorsale Ringsinus des Tentakelträgers, die veine circulaire de la base de la couronne Lacaze-Duthiers', steht mit dem Dorsalgefäss, und zwar mit dem äusseren Stamm, wenn zwei vorhanden sind, durch einen starken Gefässast in Verbindung, der dorsal ziemlich genau in der Medianebene hinzieht. In einen jeden Tentakel tritt aus jedem der beiden Ringgefässe des Tentakelträgers ein Gefässstämmchen ein (hypobranchiales resp. dorsales Tentakelgefäss), um sich hier in einer typischen Weise zu verzweigen und capillar aufzulösen (Fig. 4, Taf. XXIV), so dass das Blut, das durch das eine Gefäss in den Tentakel eingeführt wird, durch das andere wieder abströmt, nachdem es sauerstoffreicher geworden ist. (Vgl. über die respiratorische Bedeutung der Mundtentakel oben p. 280).

In so typischer Regelmässigkeit erscheint aber wohl nur sehr selten der Gefässapparat der Tentakelregion. So wie meist in jedem Tentakel nur ein einziges Blutgefäss nachweisbar ist, kann man häufig auch im Tentakelträger nur einen Ringsinus erkennen, in dem das Blut abwechselnd nach der einen oder anderen Richtung strömt. Selbst bei grossen Monascidien (Cynthien) kann ein scharf differenzirtes, circuläres Tentakelträgergefäss fehlen, und in der Nähe der Tentakelbasen finden sich dann nur mehr oder minder unregelmässig vertheilte Sinus, die nach hinten zu in die Blutbahnen des Flimmerbogens und der Kiemen sich fortsetzen, nach vorn zu aber in jeden Tentakel ein feines Gefäss entsenden (Lacaze-Duthiers und Delage).

b. Das Flimmerbogengefäss (Sinus coronal Lacaze-Duthiers'). Die Vorderenden des Dorsalgefässes und des Hpobranchialstammes stehen

bei allen Ascidien durch einen circulären Blutcanal in Verbindung, dessen Verlauf durch den Flimmerbogen bestimmt wird. Dieses Flimmerbogengefäss liegt stets in der den Flimmerbogen bildenden Horizontalfalte des vorderen Kiemendarmepithels und kann, bei kleinen Ascidien wenigstens, zum Theil direct vom Entodermepithel nach innen zu begrenzt werden (Fig. 1, Taf. XVIII). Zumeist aber ist es ganz vom Bindegewebe, beziehungsweise von der die Leibeshöhle erfüllenden Gallerte umschlossen und besitzt, oft nur stellenweise, Endothelwandungen. Häufiger scheinen nicht ein einheitliches Ringgefäss, sondern mehrere parallel verlaufende, vielfach miteinander communicirende Blutbahnen vorhanden zu sein, doch ist es nicht leicht, darüber ohne Ausführung von Injectionen bei der Untersuchung der Schnittserien sichere Aufklärung zu gewinnen (vgl. Fig. 2—5, Taf. XVIII). Zuweilen ist ein besonders grosses Ringgefäss in den Präparaten leicht zu verfolgen (*Ciona*, *Phallusia*), die Deutung der kleineren benachbarten Blutbahnen aber bleibt öfters unsicher (Textfigur 62, p. 326; Textfigur 63, p. 330).

Während das Flimmerbogengefäss ventral und dorsal von den Hypobranchial- und Dorsalgefässen abwechselnd das Blut erhält oder in sie abfliessen lässt, führen an verschiedenen Stellen eine Anzahl kleinere Längscanäle von hinten her aus dem Kiemendarm und von vorn aus der Tentakelregion und dem Mundsipho die Blutflüssigkeit zum Flimmerbogen hin oder auch von diesem nach jenen Regionen ab.

c. Die Kiemengefässe. Der Verlauf und die Anordnung der Blutbahnen der Kieme werden vollständig von der Beschaffenheit der Spiracula und Faltungen des äusseren und inneren Kiemenepithels bestimmt. Es sind demnach zu unterscheiden die interspiracular im primären Gitterwerk und die im secundären inneren oder äusseren Gerüst verlaufenden Bahnen. Da diese alle durchaus den bereits ausführlich im VII. Kapitel beschriebenen interspiracularen Längs- und Querzonen, den inneren Längs- und Quergefässen des Kiemendarms entsprechen, kann hier von einer eingehenden Behandlung des Gefässverlaufs abgesehen werden.

Die Gefässe im primären Gitterwerk der Kieme verlaufen, wenn die Spiracula schlitzförmig oder rundlich sind, transversal und longitudinal, sich annähernd senkrecht kreuzend, so dass an den Kreuzungsstellen ein Blutaustausch erfolgen kann. Sind die Kiemenspalten spiralförmig, so erscheinen auch die Gefässe zum grossen Theil spiralig aufgerollt, stehen aber auch dann noch durch Quer- und Längscanäle alle mit einander in Verbindung. Auch im secundären Gitterwerk unterscheidet man, abgesehen von den oben (p. 424) beschriebenen unregelmässigen Faltungen, fast immer nur Quer- und Längsgefässe, die miteinander und mit den interspiracularen Gefässen communiciren. An verschiedenen Stellen der Kieme können sowohl die längs- wie querverlaufenden Blutbahnen in ein System feinerer, capillarer Röhren sich verzweigen.

In den complicirter gebauten Kiemen der meisten Monascidien sind die Transversalgefässe von verschiedener Stärke, so dass wir oft sehr regelmässig angeordnete Bahnen erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden konnten. Alle Quergefässe stellen circuläre Verbindungen zwischen dem grossen Dorsal- und dem Hypobranchialgefäss dar; sie verhalten sich in dieser Beziehung genau so, wie das weiter vorn gelegene Flimmerbogengefäss, nur dass bei diesem die respiratorische Bedeutung vielleicht etwas mehr zurücktritt. Wie schon oben bemerkt wurde, werden die Transversalgefässe häufig von Muskelfaserzügen begleitet, gestützt und umschlossen oder durchsetzt. Sind zwei Dorsalgefässe vorhanden, so nimmt in der Regel das innere alle transversalen Kiemengefässe auf; finden sich ventral zwei Hypobranchialstämme nebeneinander, so entspringen aus dem rechten die Kiemengefässe der rechten, aus dem linken die der linken Kiemenhälfte. Aus den grösseren Transversalgefässen erster und auch zweiter Ordnung nehmen die Trabekulargefässe ihren Ursprung, die die Peribranchialräume durchsetzen und in die Leibeswand übertreten (s. unten p. 548).

Die Längsgefässe der Kieme empfangen ihren Inhalt fast ausschliesslich von den Quergefässen und geben ihn auch zum grössten Theil an diese wieder ab. Die hinteren Enden münden vielleicht nicht immer alle in die hintersten Transversalgefässe ein, sondern es mag vorkommen, dass ein oder das andere Längsgefäss direct mit dem Hypobranchial- oder Dorsalgefäss im Zusammenhang steht; auch schien es mir, dass zuweilen einzelne Längsblutbahnen sich nach hinten zu beträchtlich über das letzte Quergefäss der Kieme hinaus erstrecken und in dem die Eingeweide umgebenden Lacunensysteme endigen. Die Vorderenden mancher Längsgefässe ragen ebenfalls über die vordersten Quergefässe hinaus und münden in den Flimmerbogensinus. Vereinzelte ziehen noch weiter in den Mundsipho hinein und verlieren sich endlich in diesem, indem sie sich immer mehr fadenförmig verjüngen oder unter dendritischen Verzweigungen allmählich auflösen. (Vgl. über den Verlauf der Kiemengefässe bei *Ciona* Fig. 1, 2, 6, Taf. XXIV).

Etwas verschieden von diesem Verhalten, das man mit Recht als das typische für die ganze Ascidienklasse wird ansehen dürfen, fand Lacaze-Duthiers die Kiemengefässe bei *Molgula*. Zum Theil hängen vielleicht die Besonderheiten bei dieser letzteren Form damit zusammen, dass hier wohl ausgebildete Infundibula auftreten, denen bis zu einem gewissen Grade eine gruppenweise Anordnung der Kiemengefässe entspricht, während sonst in der Regel die Gefässverzweigungen in allen Theilen der Kieme sich ziemlich gleichartig verhalten. Die bemerkenswertheste Eigenart der Molgulidenkieme scheint mir aber nach Lacaze-Duthiers' Darstellung darin zu bestehen, dass in allen gröberen Quer- und Längsbahnen der Kieme, theilweise auch in den feineren und feinsten, nicht nur ein Gefäss, sondern zwei parallel nebeneinander, das eine mehr aussen, das andere dem Kiemendarmlumen genäherter, verlaufen und durch

capillare Sinus miteinander verbunden sind. So bilden also hier die Kiemengefässe gewissermassen zwei parallel übereinander liegende, vielfach verbundene Netzwerke. Das äussere steht mit den Blutbahnen der Leibeswandung und der Eingeweide in näherem Zusammenhang, und Lacaze-Duthiers bezeichnete diese Gefässe als veines branchiales. Das innere Gefässnetz (artères branchiales) geht in das Hypobranchialgefäss über und führt das arteriell gewordene Blut bei advisceralen Pulsationen dem Herzen zu (Fig. 3, Taf. XXIV).

4. **Das Visceralgefäss** (Canalis intestinalis Schultze's, Herzeingeweidecanal Vogt's, Eingeweidegefässe Heller's, aorte viscérale, sinus cardio-visceral ou cardio-splanchnique, artère gastrique etc. Lacaze-Duthiers' und Roule's). Aus dem hinteren Herzende entspringt bei allen Ascidien ein starkes, die Eingeweide versorgendes Gefäss: das Visceralgefäss. Bei den meisten Formen ist es die einzige Blutbahn, die sich hinten in das Herz öffnet, bei *Ascidia* thut dies, wie oben schon erwähnt wurde, auch der Dorsalsinus.

Das Visceralgefäss tritt, in verschiedener Weise sich verzweigend, an verschiedene Abschnitte des Darms heran. Bei *Polycarpa varians* gelangt der von Lacaze und Delage als artère gastrique bezeichnete Gefässstamm direct an den Magen, um sich hier und am Intestinum capillar aufzulösen (Fig. 8, Taf. XXIV). Bei *Ascidia* theilt sich das Visceralgefäss unmittelbar an seiner Ursprungsstelle in zwei Aeste, so dass diese selbstständig aus dem Herzen zu treten scheinen. Der kleinere, linke versorgt die linke Hälfte des Magens, Oesophagus und Intestinums, der grössere, rechte die rechte Seite. Die feineren Verzweigungen dieser Stämme stehen schliesslich mit Sinussystemen im Zusammenhang, die im Bereiche der Geschlechtsorgane und des hinteren Intestinalabschnittes sich ausbreiten (Textfigur 127). Auch bei *Ciona* spaltet sich das Visceralgefäss, nachdem es die visceralen Herzgefässe oder Viscerocoronariae, kleinere Seitenäste für Herz und Pericard, abgegeben hat und in der Nähe des Magens angelangt ist, in zwei Stämme, die Roule branches terminales antérieures und postérieures genannt hat, weil sie sich unmittelbar an der Gabelungsstelle sofort dendritisch verzweigen. Die branches antérieures versorgen hauptsächlich den Magen (daher sie auch die Bezeichnung Magenarterien, Magengefässe oder Stomacoviscerateste führen), doch öffnen sie sich auch direct in die Lacunen, welche das Ovarium und den vorderen Darmtractus umgeben und auch den benachbarten Theil der Leibeswand (durch die Viscerodermaläste) versorgen. Die branches postérieures umschliessen besonders das Intestinum und werden daher auch sinus stomaco-intestinal oder Viscerointestinalgefässe genannt (Fig. 1 und 6, Taf. XXIV).

Die beiden Aeste des Visceralgefässes finden sich in etwas veränderter Weise auch bei *Molgula* wieder (Fig. 7, Taf. XXIV). Das Visceralgefäss tritt, nachdem sich ein starker Seitenast nach den rechtsseitigen Geschlechts-

organen und dem äusseren Cellulosemantel abgezweigt hat, als aorte cardio-splanchnique an die Leberregion des Darmtractus heran und gabelt sich in zwei Stämme. Der eine (aorte viscérale postérieure ou externe, vaisseau gastro-hépatique postérieur, superficiel ou externe) umzieht mit seinen Verzweigungen die Leber und senkt sich auch in die Leibeswand ein. Der andere Stamm (aorte viscérale antérieure ou interne, rameau antérieur interne ou profond) verästelt sich selbst wieder in variabler Weise; doch lassen sich im typischen Fall drei Aeste unterscheiden. Der erste dieser Zweige (rameau inférieur) bildet rechts an der Leber ein Capillarnetz; der Mittelast löst sich in ein gröberes Gefässnetz auf, aus welchem ein starkes Gefäss für jedes Geschlechtsorgan, der Viscerogenitalast (artères génitales), hervorgeht, und der dritte Zweig (rameau supérieur ou profond) versorgt hauptsächlich das Intestinum mit seinem als artères intestinales bezeichneten Abschnitt (Lacaze-Duthiers).

Aus dem Visceralgefäss geht, wie eben schon für *Molgula* angedeutet wurde, eine der beiden Wurzeln des Cellulosemantelgefässes hervor (vgl. das Nähere weiter unten p. 551).

Das Visceralgefäss führt, wenn das Herz sich in advisceraler Richtung contrahirt, fast ausschliesslich arterielles Blut in allen seinen eben geschilderten feinsten Verzweigungen, durch die es die Eingeweide versorgt. In diesem capillaren Sinussystem wird das Blut mehr oder minder stark venös, und es hat daher Lacaze-Duthiers alle die Gefässe, die sich an die Endverzweigungen des Visceralgefässes anschliessen, und — bei weiteren advisceralen Pulsationen — das venöse Blut vom Herzen noch mehr entfernen und den Kiemen zuführen, als Venen bezeichnet.

Nur zum Theil gehören die Gefässe, die das Blut von den capillaren Endbäumchen des Visceralgefässes aufnehmen, bereits direct dem grossen Dorsalgefäss an, indem sie dessen hinterste Aeste darstellen. So ist bereits oben (p. 541) erwähnt worden, dass bei *Polycarpa*, *Ciona*, *Molgula* die vom Hinterende des Dorsalsinus ausgehenden Stämme (bei *Molgula* als sog. veines hépatiques) das Blut aus dem besonders den vorderen Darmabschnitt umgebenden Sinussystem beziehen, eventuell zu ihm hinleiten.

Ein anderer grosser Theil des Blutes aber, das durch das Visceralgefäss zu den Eingeweiden geleitet wird, fliesst nicht direct dem Dorsalsinus zu, sondern wird durch besondere Gefässe und Bahnen direct oder auf Umwegen in die Kiemen geschafft. Für *Molgula* sind durch Lacaze-Duthiers eine ganze Reihe solcher „Venen“ beschrieben worden. Das von einem Ast des Visceralgefässes zu den Geschlechtsorganen gebrachte Blut wird durch zwei Genitobranchialgefässe (veines génitales) in zwei grössere Transversalgefässe des Kiemendarms geführt (vgl. das Schema in Fig. 5, Taf. XXIV), und ebenso strömt das Blut aus den das

Intestinum umgebenden Sinus durch ein oder mehrere (3—4) Intestinobranchialgefässe (veines intestinales) in die Quergefässe der Kieme ein. Die in die Leibeswand eingetretenen Verzweigungen des Visceralgefässes stehen durch ein complicirtes Röhrensystem mit den anderen Gefässen der Leibeswand (veines palléales) im Zusammenhang, und auch ihr Blut gelangt füglich durch die Trabekulargefässe zur Kieme. Auch bei *Ascidia* wird nach Heller das die Eingeweide umspülende Sinussystem nicht nur mit dem Dorsalgefäss, sondern gleichzeitig noch durch drei grosse Gefässstämme, die den linken Peribranchialraum als Trabekulargefässe durchsetzen, mit der Kieme verbunden. Ein Stamm (Genitobranchial- oder Branchiogenitalgefäss) entspringt aus den Sinus, die die Geschlechtsorgane umgeben, zwei andere (Branchiointestinal- oder Intestinobranchialgefässe) gehen von den den hintersten Darmabschnitt versorgenden Capillaren aus (vgl. Textfigur 127).

Etwas einfacher scheint sich dieser ganze Theil des Gefässapparates nach den Beobachtungen von Lacaze-Duthiers und Delage bei den Polycarpen zu verhalten. Hier nehmen die drei Endzweige des Dorsalsinus einen guten Theil der terminalen Visceralgefässästchen in sich auf, während der Rest seinen Inhalt an die Gefässe der Leibeswand abgiebt. Unter diesen letzteren fällt besonders das Dermatointestinalgefäss (veine intestinale) als ein starker Stamm auf, der das Blut der den Intestinalabschnitt umgebenden Capillaren in die Leibeswand überführt (Figur 8, Tafel XXIV).

5. **Die Trabekelgefässe** (Verbindungsgefässe oder Commissuren Heller's, sinus dermato-branchiaux Roule's, sinus pariéto-branchiaux oder veines palléo-branchiales Lacaze-Duthiers'). Es ist bereits oben (p. 497) ausgeführt worden, dass die die Peribranchialräume und Cloake durchsetzenden Trabekel nicht nur als Stützapparate für die Kieme Bedeutung haben, sondern auch deshalb von Wichtigkeit sind, weil sie Blutgefässe führen, durch welche die Kiemen- und Leibeswandgefässe miteinander verbunden werden. In den kleinen Trabekeln verläuft nur eine einzige feine Blutbahn (Fig. 5, Taf. XXII); in den grossen findet man fast immer mehrere, die annähernd gleich stark sein oder auch sehr erheblich voneinander sich unterscheiden können (Fig. 6, Taf. XXII).

An der Innenseite münden die Trabekelgefässe in Transversalgefässe der Kieme, indem sie sich gleichzeitig in eine grosse Anzahl feinster capillarer Zweige zertheilen. Noch viel ausgeprägter ist dieses terminale Capillarnetz an den äusseren, in die Leibeswand mündenden Enden der Trabekelgefässe, denn hier lösen sich die stärkeren Stämme in ein engmaschiges Netzwerk auf, das allmählich in die grösseren, zumeist längsverlaufenden Gefässe der Leibeswandung übergeht (Fig. 9, Taf. XXIV).

Die Trabekelgefässe verbinden übrigens nicht immer nur Gefässe der Leibeswand mit der Kieme, sondern häufig — wie soeben für *Ascidia* beschrieben wurde — treten auch die aus dem Sinussystem der Eingeweide kommenden grösseren Blutgefässe in die Trabekel ein, um in

diesen zu den Quergefässen der Kieme zu gelangen. Bei *Ascidia mentula* (Textfig. 127) erscheinen zwei Branchiointestinalgefässe und das Branchiogenitalgefäss wie Trabekelgefässe.

6. **Die Gefässe der Leibeswand** (veines palléales Lacaze-Duthiers', lacunes dermales Roule's). Das Bindegewebe und die Muskulatur der Leibeswand, die auswärts vom ektodermalen Hautepithel und an der inneren Seite von dem äusseren Peribranchial- resp. Cloakenepithel begrenzt werden, sind von ausserordentlich zahlreichen grösseren und kleineren Blutbahnen dicht erfüllt, so dicht, dass bei sehr starken Injectionen des Gefässsystems die einzelnen Gefässe als isolirte Bahnen grösstentheils verschwinden und so innig ineinander fliessen, dass die Leibeswand über grössere Strecken hin fast gleichmässig durch die Injectionsmasse gefärbt erscheint (Roule). Bedingt wird das allerdings in erster Linie durch den grossen Gefässreichthum dieser Körperschicht. Dazu kommt aber noch der Umstand, dass die meisten Dermalgefässe eigener Wandungen durchaus entbehren und lediglich vom Bindegewebe, stellenweise nur von dessen Zwischensubstanz begrenzt werden. Da diese immer sehr weich, oft nur zähflüssig ist, dringt die Injectionsmasse bei genügendem Druck auch in sie ein oder bewirkt wenigstens, dass sie sich theilweise färbt.

Bei den Molguliden verläuft weitaus der grösste Theil der Dermalgefässe in der Längsrichtung der Thiere, und die schräg und transversal gerichteten Verbindungsstämme treten diesen gegenüber sehr zurück. Die meisten Längsgefässe ziehen hier ziemlich genau parallel zu einander hin, so dass sie Lacaze-Duthiers vaisseaux parallèles bezeichnen konnte, im Gegensatz zu den mehr an der Innenseite sich ausbreitenden capillaren Gefässnetzen, die durch Auflösung der Trabekelgefässe entstanden sind (vgl. Fig. 9, Taf. XXIV). Wenn auch nicht in so hervorragendem Masse wie bei *Molgula,* so überwiegen doch auch bei vielen anderen Formen die Längsstämme in der Leibeswand. Es hat dies besonders darin seinen Grund, dass die Blutbahnen den Muskelsträngen folgen und theilweise selbst von diesen begrenzt werden; und Längsmuskelzüge fehlen keiner Ascidie, während transversal und ringförmig verlaufende Fasern oft nur sehr spärlich entwickelt sind. Wo die Leibesmuskulatur eine besonders regelmässige Anordnung zeigt und Längs- und Querstämme an ganz bestimmten Stellen sich kreuzen, wird daher auch das Gefässsystem in seinen Hauptbahnen einen ähnlichen Verlauf zeigen müssen.

Bei dem grossen Gefässreichthum der Leibeswandungen ist das Gesammtvolumen aller Hautlacunen ein sehr bedeutendes. Daher strömt in ihnen das Blut im Allgemeinen etwas langsamer als in den Hauptgefässen, besonders als in den grossen, direct vom Herzen ausgehenden Stämmen. Stellenweise bemerkt man, allerdings nur vorübergehend, ein vollständiges Stillstehen des Blutes, obwohl die Herzthätigkeit keine Unterbrechung erfahren hat (Roule).

Da, wo Parietalbläschen an der Innenseite der Leibeswand sich entwickeln, werden diese von den Dermalgefässen aus mit Blut versehen.

Die Sinus der Leibeswandungen beziehen das Blut auf verschiedenen Wegen. Von Wichtigkeit sind zunächst die beiden grossen, vom Herzen vorn und hinten entspringenden Gefässe. Das Hypobranchialgefäss giebt eine Anzahl meist kleinerer Zweige ab, die in die Ventralregion der Leibeswand übertreten, und ein Theil der terminalen Enden des Visceralgefässes breitet sich, wie oben schon bemerkt wurde, ebenfalls u. z. dorsal im Bindegewebe aus. Ebenso sendet das Dorsalgefäss gewöhnlich mehrere Aeste aus, die vornehmlich auf der Dorsalseite unter dem ektodermalen Hautepithel im Bindegewebe sich vertheilen; und kleinere Blutbahnen verbinden seitlich die Flimmerbogengefässe mit den mehr auswärts liegenden Sinus der Haut. Die grösste Bedeutung für die Blutversorgung der Leibeswandungen haben aber in den meisten Fällen, wenigstens bei den grossen Monascidien, die Trabekelgefässe. Wo diese in grösserer Anzahl vorkommen, führen sie an den verschiedensten Stellen im ganzen Umkreise der Kiemen direct die Blutflüssigkeit zwischen der Leibeswand und dem Respirationsorgan hin und her (vgl. Fig. 5, Taf. XXIV).

Diese vielfachen Verbindungen der verschiedenen Hauptgefässstämme mit dem Sinussystem der Leibeswandungen bedingen es, dass in diesem jederzeit, sowohl bei ab- als auch bei advisceralen Pulsationen, venöses und arterielles Blut nebeneinander vorkommen und sich hier vermischen. Bei advisceralen Contractionen des Herzens wird besonders die hintere dorsale Region der Leibeswand, in der Endigungen des Visceralgefässes sich finden, durch arterielles Blut gespeist werden müssen (Fig. 5, Tafel XXIV), während bei abvisceralen Schlägen hauptsächlich die Trabekelgefässe und zum Theil die vom Dorsalsinus ausgehenden Aeste arterielles Blut der Haut zuführen.

7. **Die Mantelgefässe** (vaisseaux de la tunique Lacaze-Duthiers', vessels in the test Herdman's, Gefässe des Cellulosemantels Heller's). Wie schon die älteren Beobachtungen von Hancock und O. Hertwig ergeben hatten, sind die Mantelgefässe Fortsätze der primären Leibeshöhle enthaltende Ausstülpungen des ektodermalen Hautepithels in die Cellulosehülle hinein. Als solche sind sie daher schon in einem besonderen Abschnitt des den Cellulosemantel behandelnden Kapitels besprochen worden (p. 242 fg.), und ich habe hier nur noch einiges über den Ursprung und Verlauf der vom Ektoderm umgrenzten Blutbahnen selbst hinzuzufügen.

In den meisten Fällen erhebt sich nur eine röhrenförmige Ausstülpung des Ektoderms an der Ventralseite des Thieres, die weiterhin unter dendritischen Verzweigungen das gesammte Gefässsystem des Mantels hervorgehen lässt. Doch scheint in Bezug auf die Zahl der Ausstülpungen mitunter selbst bei verschiedenen Individuen einer Species Verschiedenheit zu herrschen, denn während ich bei den Arten der Gattungen *Botryllus* und *Botrylloides* häufig nur eine Mantelgefässausstülpung beobachtete

(Fig. 1, Tafel XI), haben andere Autoren zwei und mehr, später in wechselnder Weise miteinander in Verbindung tretende festgestellt, und Pizon (1892) unterscheidet stets bei jedem Individuum einer *Botryllus*-Colonie zwei besondere ventral gelegene Mantelgefässstämme, die er als tube vasculaire sous-endostylaire und tube vasculaire sous-intestinal bezeichnet.

Da, wo die Mantelgefässe Doppelgefässe (s. oben p. 244) sind, entspringen diese stets mit zwei getrennten Wurzeln aus den Blutbahnen des Thieres. Gewöhnlich tritt nur ein Doppelgefäss in den Cellulosemantel ein, um oft mit seinen überaus zahlreichen Ramificationen die ganze Cellulosemasse gleichmässig zu durchsetzen (vgl. Textfigur 47, p. 249). Bei den Molguliden fand Lacaze-Duthiers auf jeder Seite einen sich verzweigenden Doppelgefässstamm. Der hintere rechte ist viel stärker entwickelt, zeigt viel reichere Verästelungen und lässt sich auch leichter injiciren als der vordere linke. Die nähere Vergleichung ergiebt, dass der linke Stamm eine nur den Molguliden (?) eigenthümliche Bildung darstellt, während der hintere rechte dem ventralen Mantelgefäss der Ascidiiden durchaus homolog ist, da in diesen beide Gefässwurzeln des Doppelstammes in ganz übereinstimmender Weise entspringen: nämlich die eine Wurzel aus dem Hypobranchialgefäss, die andere aus dem Visceralgefäss.

Der aus dem Visceralgefäss stammende Ast entspringt bei *Molgula* ziemlich nahe dem Herzen, wo das Gefäss noch ungetheilt ist und einen starken Stamm darstellt (Fig 5 u. 7, Taf. XXIV). Lacaze-Duthiers hat ihn artère gauche*) de la tunique genannt und darauf hingewiesen (s. oben p. 546), dass er sein Blut nicht ausschliesslich in den Cellulosemantel führt, sondern einige kleine Seitenzweige in das rechtsseitige Geschlechtsorgan entsendet. Bei *Ascidia mentula* entspringt dagegen der Visceralast des Mantelgefässes in beträchtlicher Entfernung vom Herzen aus dem rechten Ast des Visceral- oder Darmgefässes (Textfigur 127). Bei *Ciona* beziehen ebenfalls die Mantelgefässe durch einen Ast (Sinus stomaco-tunical Roule's), der dem hier beschriebenen durchaus gleichwerthig ist, ihr Blut aus dem grossen Visceralgefäss (Fig. 1 u. 6, Taf. XXIV).

Der Hypobranchialast des Mantelgefässes (veine gauche de la tunique Lacaze-Duthiers') mündet in das Hypobranchialgefäss in verschiedener Weise ein. Bei *Molgula* (Fig. 7, Taf. XXIV) vereinigen sich beide Stämme in der nächsten Nähe des Herzens, und nicht viel anders ist es bei *Ciona* (Fig. 1, Taf. XXIV), bei der Roule diese Wurzel des Mantelgefässes sinus tunico-cardiaque genannt

*) Hier ist darauf zu achten, dass Lacaze-Duthiers' Bezeichnungen „gauche" und „droite" sich nicht mit „links" und „rechts" bei der jetzt allgemein üblichen Orientirung des Ascidienkörpers decken, sondern dass „gauche" im Sinne Lacaze's die in Wirklichkeit rechte Körperseite bedeutet (vgl. oben p. 169).

hat. Bei *Ascidia*, bei der vorn zwei Hypobranchialgefässe vorkommen, wurzelt der betreffende Ast des Mantelgefässes, nach Heller's Zeichnungen zu urtheilen, im rechten Ventralstamm.

Dieser verschiedene Ursprung der beiden Aeste des Doppelgefässes des Cellulosemantels erklärt ohne Weiteres die Erscheinung, dass in den beiden Theilen des Mantelgefässes das Blut stets in verschiedenen Richtungen strömt. Bei advisceralen Pulsationen fliesst das Blut im Hypobranchialast des Mantelgefässes von aussen nach innen, dem grossen Ventralgefäss und dem Herzen zu; im Visceralast aber bewegt es sich nach aussen zu, in den Cellulosemantel hinein. Wäre im Hypobranchialast das aus dem Mantel kommende Blut rein venös, so würde das Herz selbst bei andauernd advisceralen Contractionen immer nur gemischtes Blut führen können (vgl. das Schema in Fig. 5, Taf. XXIV). Haben aber die feinen Gefässendigungen an der Oberfläche des Mantels in der That respiratorische Bedeutung (s. oben p. 250), so führt auch der Hypobranchialast dem Herzen arterielles Blut zu. Für die wenigen kleinen aus der Leibeswand kommenden Dermalstämme, die vom Hypobranchialgefäss aufgenommen werden, gilt das freilich nicht, und diese setzen daher den Sauerstoffgehalt des Blutes im Ventralgefäss etwas herab.

Das vordere linke Mantelgefäss der Molguliden hat ebenfalls zwei Gefässwurzeln, doch entspringen diese in anderer Weise aus dem inneren Gefässsystem des Thieres, obwohl auch in ihnen das Blut stets in entgegengesetzten Richtungen sich bewegt. Die eine Wurzel, der Dermalstamm des linken Mantelgefässes (artère droite de la tunique Lacaze-Duthiers') geht von dem Sinussystem der Leibeswand aus und schafft, bei advisceralen Herzcontractionen, das venöse Blut in den Cellulosemantel. Die zweite Wurzel, der Branchialast des linken Mantelgefässes (veine droite de la tunique Lacaze's) führt bei gleichgerichteten Pulsationen das aus der linken Mantelregion nach innen zu strömende Blut in ein grösseres Transversalgefäss der Kieme.

Wir sahen oben, dass auch bei *Ciona intestinalis* ein verzweigtes Mantelgefäss vorkommt, das in der gleichen Weise, wie bei Molguliden und *Ascidia*, aus zwei weit voneinander entfernten Wurzeln entspringt: mit dem Visceralast aus einem Zweige des Visceralgefässes, mit dem Hypobranchialast aus dem Ventralsinus (Fig. 1 u. 6, Taf. XXIV). Beide vereinigen sich am hinteren ventralen Körperende und treten hier innerhalb der vom Ektoderm gebildeten Ausstülpung in den Cellulosemantel ein. In diesem verzweigt sich das zwei nebeneinander laufende Blutbahnen führende Gefäss in ähnlicher Weise, nur weniger zahlreich, wie die anderen Manteldoppelgefässe, und tritt mit je einem Doppelgefässast in jeden Mantelfortsatz, die sog. Villositäten oder Haftzotten, ein. Diese haben sich an der Festheftungsstelle in grösserer Zahl entwickelt und ermöglichen eine besonders innige Verbindung des Thieres mit der Unterlage.

Die morphologische Uebereinstimmung der Mantelgefässe der Monascidien mit den Stolonen der Synascidien wurde bereits mehrfach, im Besonderen von O. Hertwig (1872), behauptet, und schon der erste Anblick der in beiden Organen in gleicher Weise nach zwei entgegengesetzten Richtungen fliessenden Blutströme legt eine Vergleichung nahe, zumal über die morphologische Gleichwerthigkeit der Aussenwand der Mantelgefässe mit dem Ektodermepithel der Stolonen ein Zweifel kaum bestehen kann. Indessen bestehen doch gewisse Gegensätze, und zwar sowohl zwischen den verschiedenen Mantelgefässen, als auch zwischen den verschiedenen Stolonen, so dass eine ganz allgemeine Vergleichung aller dieser Gebilde nicht möglich erscheint.

Ueber die Stolonen wird im XV. Kapitel Näheres mitgetheilt werden; hier nur das Eine, dass überall da, wo aus und an den Stolonen Knospen sich bilden können, die beiden nebeneinander verlaufenden Blutbahnen durch eine entodermale Scheidewand getrennt werden, die bei *Clavelina* auf einen Fortsatz entweder des Epicards oder des Pericards*) zurückzuführen ist. Mit diesen Stolonen werden nur solche Mantelgefässe verglichen werden dürfen, die ebenfalls eine Entodermlamelle führen. Ich will im Voraus zugeben, dass die bisherigen Untersuchungen vielleicht noch nicht genügend eingehend auf diesen Punct hin gerichtet waren, indessen scheint es mir aber doch nicht sehr wahrscheinlich zu sein, dass in allen Mantelgefässen der verschiedenen Ascidien ein entodermaler Antheil sich wird nachweisen lassen. Ich habe (p. 243 fg.) verschiedene Arten von Mantelgefässen angeführt, denen eine entodermale Scheidewand nicht zukommt, und die Doppelgefässe, in denen, so wie in den Stolonen, das Blut auf den beiden Seiten immer in entgegengesetzten Richtungen strömt, bildeten sich in einer ganz eigenartigen Weise aus. Anders ist es freilich bei den eben erwähnten Mantelgefässen der *Ciona*; denn hier werden die ektodermalen, in den Cellulosemantel sich einsenkenden Gefässausstülpungen in der That durch eine Entodermlamelle in zwei nebeneinander verlaufende Blutbahnen geschieden. Diese Entodermlamelle entspringt, wie weiter unten näher beschrieben ist, aus der Wand der linken Perivisceralhöhle, und es ist daher ganz gerechtfertigt, wenn die von den Gefässen durchsetzten Haftzotten der *Ciona* mit den Stolonen der socialen Ascidien homologisirt werden (Roule, Herdman, Damas).

3. Das Blut.

Das Blut der Ascidien unterscheidet sich dadurch in auffallender Weise von dem der Appendicularien, dass es stets Blutzellen führt.

*) Nach Van Beneden und Julin (1886) sollen sich bei *Clavelina* die Stolonen der aus den befruchteten Eiern entstandenen Individuen und der durch Knospung gebildeten verschieden verhalten, indem nur in den ersteren die Scheidewand als lame épicardique vom Epicard entspringt. Doch kann ich meinen Zweifel an der Richtigkeit dieser Angabe hier nicht unterdrücken.

Bei den Copelaten finden sich gelegentlich zwar auch fest geformte, in der Blutflüssigkeit suspendirte Körper, allein diese sind entweder parasitäre Organismen, oder reife Geschlechtszellen (s. oben p. 134), während es sich bei Ascidien um Gewebzellen handelt, die einen ständigen und nothwendigen Bestandtheil des Blutes bilden.

a. Die Blutzellen.

I. Die Blutzellen der Ascidien sind Mesenchymzellen, die sich nicht zur Bildung einer festen Gewebsform fixirt haben, sondern frei in der Flüssigkeit der primären Leibeshöhle flottirend geblieben sind und amöboide Bewegungsfähigkeit bewahrt haben. Ein principieller, durchgreifender Gegensatz zwischen beiden Mesenchymzellarten besteht nicht, denn freie Blutzellen können einmal an verschiedenen Stellen der Lacunenwandungen sich festsetzen und eine Endothelbildung herbeiführen und zweitens aus den Gefässen austreten, das Ektodermepithel durchwandern und im Cellulosemantel, nachdem sie eine Zeit lang amöboide Bewegungen ausgeführt haben, zu fixirten Mantelzellen werden. Zuweilen bemerkt man auch nur eine vorübergehende Festsetzung von Blutzellen an der Wand des Gefässes unter gleichzeitigen Formveränderungen des Plasmakörpers. Während des unbeweglichen Zustandes lässt es sich nicht entscheiden, ob die betreffenden Elemente sich bereits dauernd fixirt haben und in Umbildung zu endothelialen Wandzellen begriffen sind, oder ob sie, wie es sich zur Ueberraschung des Beobachters manchmal zeigt, noch einmal zu flottiren beginnen werden. Die Blutzellen der Ascidien zeigen also, worauf schon frühere Autoren mehrfach hingewiesen haben, eine viel grössere Aehnlichkeit mit den weissen Lymphzellen der Vertebraten, als mit den rothen Blutkörperchen.

Die Gestalt der mit dem Flüssigkeitsstrom schwimmenden Blutzellen ist vorwiegend eine kugelähnliche oder ellipsoide, zuweilen scheibenförmige (*Ascidia fumigata*). Jedoch bemerkt man mitunter auch solche Zellen in passiver Bewegung, die mehr oder minder scharfkantig erscheinen und selbst mit längeren Fortsätzen versehen sind. Innerhalb weniger Secunden können diese Zellen ganz erhebliche amöboide Formveränderungen erfahren. In der Regel aber finden sich unregelmässige amöboide Formen nur bei den Blutzellen, die sich an den Gefässwandungen oder anderen Blutzellen befestigt haben oder dies zu thun im Begriffe sind.

Die Grösse der Blutzellen ist oft selbst in einem Thier recht verschieden, zumeist aber finden sich zwischen den Extremen alle verbindenden Zwischengrössen. Doch fehlt es auch nicht an Beispielen dafür, dass in einem Individuum mehrere durch die Grössenunterschiede scharf voneinander verschiedene Arten von Blutzellen vorhanden sind; zumeist kommen dann aber noch andere Verschiedenheiten hinzu, durch welche die Gegensätze noch mehr hervortreten (*Molgula appendiculata*).

Die wahren Grössen der Blutzellen verschiedener Ascidienformen sind namentlich aus den bei stärkeren Vergrösserungen gezeichneten Abbildungen auf vielen Tafeln zu entnehmen, wenn man die Bildgrössen durch die Vergrösserungszahl, die angewendet wurde, dividirt.

Nicht selten bemerkt man neben vereinzelten Blutzellen grössere, fest miteinander verklebte Gruppen flottiren, die aus einer sehr wechselnden Zahl von Einzelzellen sich zusammensetzen. Hin und wieder mögen solche Gruppen in der Weise entstanden sein, dass die durch Theilung hervorgegangenen Tochterzellen sich nicht von einander trennten, sondern miteinander verbunden blieben. Zumeist aber handelt es sich um eine nachträgliche Vereinigung ursprünglich getrennter Blutzellen, die aneinander geriethen und verbunden blieben, sei es in Folge ihrer eigenen klebrigen Oberfläche oder einer Zwischensubstanz, die sie zusammenhält, sei es, dass feine Zellfortsätze die Verbindung herstellen. Grössere Zellflocken können sich bald wieder in kleinere und auch in die einzelnen Zellen auflösen, während an anderen Stellen neue Gruppen sich bilden.

Ueber die Zahl und Vertheilung der Blutzellen in der Flüssigkeit sind mir keine genaueren Angaben bekannt. Jedenfalls erhält man häufig den Eindruck, als ob die Zahl der Blutzellen bei den verschiedenen Individuen einer Art ganz erheblichen Schwankungen unterliegen könnte. Davon, dass die Vertheilung der Zellen nicht im ganzen Gefässapparat gleichmässig erfolgt, kann man sich in den meisten Fällen leicht überzeugen. Besonders in den terminalen Endigungen der Mantelgefässe findet man oft dichte Ansammlungen von Blutzellen, und in manchen Fällen erscheinen gewisse Gefässtheile buchstäblich vollgepfropft von Zellen (*Polycarpa pedata*, *Ascidia cylindracea* nach Herdman). Zuweilen beobachtet man solche Zellansammlungen in den Gefässen seitlich vom Endostyl (*Fungulus cinereus*) oder auch an der Flimmergrube (*Colella pedunculata*). Es dürfte sich in allen diesen Beispielen nur um mehr zufällige Anhäufungen von Blutzellen handeln, denen eine besondere Bedeutung nicht zukommt. Auszunehmen wären vielleicht nur die äussersten Mantelgefässenden, wenn hier wirklich eine Aufnahme von Sauerstoff durch die Blutzellen erfolgen sollte.

Der feinere Bau der Blutzellen zeigt ebensolche Verschiedenheiten, wie die Gestalt und Grösse. Die ruhenden Kerne sind gewöhnlich verhältnissmässig sehr gross und bläschenförmig. Häufig beobachtet man Kerntheilungen*), und dann erscheinen die Zellkörper fast immer allseitig ganz abgerundet. Das Zellplasma ist entweder homogen, gleichartig granulirt, oder es erscheint vacuolisirt und auch mit gröberen Einschlüssen aller Art erfüllt. Roule betrachtet alle diese letzteren Zellen als in Degeneration begriffen; das scheint mir zweifellos zu weit gegangen, wenngleich es sicher ist, dass die Blutzellen mit der Zeit verbraucht werden, sich zersetzen und der Auflösung verfallen. Bei aufmerksamer Betrach-

*) Es ist daher offenbar übertrieben, wenn Cuénot (1897) behauptet: „On ne sait rien de certain sur la filation des globules, non plus que sur leur reproduction."

tung des Blutes mit starken Vergrösserungen findet man stets grössere und kleinere Bruchstücke von Zellen und degenerirte Elemente mit unregelmässigen Kernfragmenten in der Flüssigkeit schwebend. Es ist aber sehr schwer, mit Sicherheit die ersten Stadien der beginnenden Degeneration zu erkennen. Dass nicht jede Zelle, die eine Vacuole oder gröbere Einlagerungen enthält, bereits in die Rückbildung eingetreten ist, möchte wohl daraus zu entnehmen sein, dass solche Elemente noch sehr wohl im Stande sind, in den Cellulosemantel überzutreten und zu Mantelzellen zu werden. Es ist bereits oben (p. 221 fg.) bemerkt worden, dass die Mantelzellen ganz ähnliche Verschiedenheiten aufweisen, wie die Blutzellen, wenngleich diese letzteren gewisse Differenzirungen, die nur einem festen Bindegewebe eigenthümlich sind, nicht eingehen können.

Wenn es allgemein für die Ascidien zutrifft, was Krukenberg (1882) im Besonderen für *Phallusia mammillata*, *Ascidia mentula* und *Ciona intestinalis* behauptete, dass das organische Nährmaterial im Blut fast ausschliesslich an die Blutzellen gebunden ist und von diesen an die anderen Gewebszellen direct wieder abgegeben wird, so wird man erwarten dürfen, dieses von Zelle zu Zelle transportirte Nährmaterial gelegentlich auch thatsächlich nachweisen zu können, und es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass die an Dotterkörper erinnernden Einschlüsse der Blutzellen zum Theil als solche zu deuten sind. So wie bei den Zellen im Mantel beobachtet man auch bei denen im Blut Phagocytose. Die amöboiden Blutzellen nehmen nicht nur fremde Organismen, die in die Gefässe eingedrungen sind, wie z. B. Bacterien und Algen auf, sondern beladen sich auch mit den in Rückbildung begriffenen Blutzellen, und so, wie sie diese selbstständig zu verarbeiten befähigt sind, geschieht dies auch mit den anderen festen Nährkörperchen, die sie aufgenommen haben. Man findet daher alle Uebergänge von solchen Blutzellen, deren Plasma gleichartig fein granulirt erscheint, zu anderen, die entweder zahlreiche grobkörnige Einschlüsse albuminoider Natur besitzen, oder Nähr- und Reservestoffe in Form von Fetttropfen und dergleichen Gebilden enthalten.

Die Pigmentzellen des Blutes gleichen, wie schon oben (p. 225) erwähnt wurde, fast immer genau denen im Mantel und erhalten, so wie diese, ihren Farbenton durch ins Zellplasma eingelagerte gefärbte Körner; nur ganz ausnahmsweise scheint der ganze Zellkörper homogenfarben, ohne, selbst bei starken Vergrösserungen, nachweisbare Pigmentkörner zu zeigen (vgl. oben p. 201).

Die Pigmentzellen unterscheiden sich häufig nicht nur durch die Anwesenheit der gefärbten Körner, sondern auch durch andere Besonderheiten so scharf und durchgreifend von den anderen Blutzellen, dass es — zumal wenn Uebergangsformen fehlen — in der That fast scheinen möchte, es könnte die eine Zellart nicht in die andere übergehen, und es müssten beide von Anfang an nebeneinander bestehen als verschiedene Differenzirungen anfänglich noch embryonaler Elemente. So betont

Heller (1875), dass bei *Ascidia fumigata* zwei Arten Blutzellen vorkommen: grosse runde, grünliche, scheibenartige Körper, die die Hauptmasse bilden und die charakteristische Färbung des Blutes bedingen, und zweitens, in geringerer Zahl, kleine, blasse Zellen mit deutlich amöboiden Bewegungen. Ein Aehnliches erwähnt er (1877) für *Molgula appendiculata*, bei der in grösserer Zahl kleine, blasse Blutzellen vorkommen und, in spärlicherer Vertheilung, grössere dunkle, die meist den Gefässwandungen angelagert sind und das dunkle, fleckige Aussehen des ganzen Innenkörpers bedingen.

Die Pigmente in den Blutzellen weisen die gleichen Farbenverschiedenheiten auf, wie die Mantelzellen, so dass die früheren Bemerkungen auf p. 200 u. 225 zum Theil auch hierher gehören. Sehr häufig sind gelblichrothe Blutzellen bei den Cynthien, zuweilen zeigen auch die Pigmente ein intensiveres Scharlach- oder Blutroth (*Colella pulchra*, *Goodsiria coccinea*, *Leptoclinum coccineum*); doch sind die farbigen Zellen in der Regel nicht zahlreich genug vorhanden, um die ausströmende Blutflüssigkeit im Ganzen intensiver roth erscheinen zu lassen. „Rothes Blut" hat zuerst Milne-Edwards (1844) bei sicilianischen Ascidien beschrieben. Diese rothen Blutpigmente scheinen durchweg, so wie die im Mantel, sehr wenig resistent zu sein und sich nur unter besonders günstigen Lebensbedingungen zu bilden und zu erneuern. So, wie bereits Drasche für *Leptoclinum coccineum* (vgl. oben p. 204) zutreffend bemerkte, kann man es auch für *Styelopsis grossularia* feststellen, dass nur die frisch eingefangenen, lebenskräftigen Thiere die dunklere rothe Farbe zeigen, die sehr bald ganz erheblich verblasst, wenn die Thiere in den Aquarien gehalten werden. Es mag vielleicht sein, dass auf einen ähnlichen Farbenwechsel manche Angaben über individuelle Farbenunterschiede des Ascidienblutes zurückzuführen sein dürften. Wenn aber Van Beneden (1846) bei *Molgula ampulloides* das Blut zumeist ganz wasserhell, zuweilen, bei manchen Thieren, gelblich gefärbt fand, so mochte das letztere wahrscheinlich auf besonders zahlreich aufgetretenen symbiotischen Algenzellen beruhen. Indessen kommen auch wahre gelbliche Blutzellen vor. Bei *Ascidia fumigata* nennt zwar Heller die scheibenförmigen Blutkörperchen grünlich, allein Krukenberg und Giard betonen ausdrücklich, dass die Farbe ein reines Gelb sei. Indigoblau sind die Blutzellen bei *Ascidia nigra* (Herdman), und auch deutlich grün gefärbte Zellen fehlen nicht gänzlich im Blut der Ascidien (*Polycarpa viridis*).

Es ist bereits an einer anderen Stelle (oben p. 226) darauf hingewiesen worden, dass manche Forscher dazu neigen, alle gelben Farbstoffe der Ascidien auf parasitäre Algen zurückzuführen, dass dies aber unter anderen z. B. für *Ascidia fumigata* nicht zutreffend sein könne. Neuerdings ist man noch weiter gegangen und hat nicht nur die gelblichen, sondern alle Pigmentkörner von verschieden gefärbten, parasitischen Algen abgeleitet. Brandes (1898) ist zwar nicht der Ansicht, dass in

allen Fällen eine Algeninvasion während der Ontogenese stattfinde, glaubt aber, „dass sich durch geeignete Untersuchungen wahrscheinlich machen lassen wird, dass die Körper (Pigmentkörper), die jetzt vielleicht integrirende Bestandtheile der betreffenden Thierzellen geworden sind, stammesgeschichtlich auf einzellige Algen zurückgeführt werden können". Die Erfahrungen, die man an so vielen gelben und namentlich grünen, angeblich thierischen Pigmenten gemacht hatte, schienen in der That eine derartige Auffassung nahe zu legen. Indessen beweisen die zahlreichen, zum Theil grasgrünen Crinoiden der Tiefsee (*Pentacrinus*, *Bathycrinus*), das nicht alle grünen Pigmente der wirbellosen Thiere auf symbiotische, chlorophyllhaltige, pflanzliche Zellen zu schliessen gestatten. Denn in den abyssischen, bis zu 4500 Meter Tiefe reichenden Wohnstätten jener Formen können assimilirende Pflanzen nicht mehr vorkommen, und die Pigmentkörner müssen Bildungen der thierischen Gewebszellen sein.

Der Ursprung und die Bildung der Pigmentstoffe im Ascidienkörper sind neuerdings besonders von Pizon (1899, 1901) eingehend untersucht worden, und das wichtigste Ergebniss scheint mir das zu sein, dass die kleinen, etwa 1—2 μ grossen, in lebhaften, rotirenden Bewegungen befinlichen Pigmentkörner bestimmte selbstständige Lebensäusserungen zeigen, die bis zu einem gewissen Grade auf eine selbstständige Individualität zu schliessen erlauben. Das gilt im Besonderen von der Theilungsfähigkeit der Körner, und diese Vermehrung vollzieht sich auch dann, wenn die Pigmente auf Gelatine gezüchtet werden. Diese Theilungsfähigkeit erlischt in den gebräuchlichen Conservirungsflüssigkeiten wie Sublimat und Formol und bei höheren Temperaturen von 140°; auffallend erscheint es aber allerdings, dass in diesen Flüssigkeiten und bei einer Temperatur von selbst 170° die Bewegung der Pigmentkörner nicht ganz zum Stillstand gelangen soll. Jedes Pigmentkörperchen besteht aus einer farblosen organischen Grundsubstanz, die in Essigsäure, Alkohol etc. unlöslich ist, und aus einer diese umgebenden Farbstoffmasse, die in den künstlichen Culturen von Generation zu Generation abnimmt.

Darnach erscheinen die Pigmentkörner gewissermassen als selbstständige Zellorgane, ähnlich vielleicht wie die Kerne und Centrosomen. Pizon vergleicht sie mit den Bioblasten Altmann's, den morphologischen Einheiten aller lebenden organisirten Materie. Sie bilden sich nach Pizon in und aus solchen Geweben, die während der Embryonalentwickelung rückgebildet werden, oder die, wie es das ganze aus dem Ei entstandene Thier oft thut, zu schwinden beginnen, wenn die Knospenvermehrung auftritt. Bei der Pigmentkornbildung spielen die Zellkerne der in die Histolyse eingetretenen Elemente eine hervorragende Rolle. Das neu entstandene Korn kann ganz frei in der Blutflüssigkeit liegen, bis es in eine Blutzelle eindringt, in der es sich selbstständig theilt.

Der Chemismus der Blutzellen, im Besonderen der Pigmentzellen, ist bisher nur sehr wenig erforscht. Fettstoffe sind mehrfach in den Zellen beobachtet worden (Cuénot) und lassen sich auch verhältnissmässig am leichtesten erkennen. Nur gelegentlich sollen sich Hämatien finden (Cuénot), doch konnte sie Knoll bei einer Anzahl im Mittelmeer am häufigsten vorkommender Monascidien nicht nachweisen. Griffiths erhielt aus dem Blute von *Molgula-*, *Ascidia-* und *Cynthia*formen ein neues Globulin, das „γ-achroglobine", das die folgende chemische Zusammensetzung aufweisen soll: C_{721} H_{915} Az_{194} SO_{183}.

Bei der chemischen Untersuchung der Pigmente der Ascidien haben die Beobachter zumeist, besonders wenn es sich um kleinere Thiere handelte, nicht die verschiedenen Organe gesondert geprüft, sondern sofort die ganzen Individuen und Stöcke mit entsprechenden Agentien zusammengebracht. Die oben (p. 206 fg.) mitgetheilten Ergebnisse beziehen sich daher auch zum grossen Theil mit auf das Blut; es lässt sich aber aus ihnen nicht entnehmen, inwieweit und ob überhaupt gewisse chemische Besonderheiten den Pigmenten der Blutzellen zukommen. Nur für *Ascidia fumigata* ist des Gegensatzes zwischen den schwarzen Mantelpigmenten und den gelben Blutzellen bereits gedacht worden.

Im Jahre 1847 veröffentlichte Harless die ersten Mittheilungen über das chemische Verhalten des Blutes der *Ascidia mammillata*. Das abgezogene helle Blut wurde nach einigen Minuten an der Luft tiefblau. Wird aber Sauerstoff hindurch geleitet, so bleibt das Blut hell; wenige Blasen Kohlensäure genügen jedoch, um die dunkle Blaufärbung hervorzurufen. Wird in dieses blaue Blut Sauerstoff gebracht und die Mischung geschüttelt, so wird sie wieder farblos, wenn auch nicht so klar wie vorher. Alkohol und Aether erzeugen in diesem farblosen Blut wieder tiefes Blau.

Krukenberg (1880) bestätigte diese Angaben auch für *Ascidia mentula* und *Ascidia fumigata* (nach Giard [1896] soll das hellgelbe Blut dieser letzteren Form an der Luft dunkelgrün werden) und erweiterte sie durch neue Versuche; nur die Wiederweissfärbung des blauen Blutes durch Sauerstoff konnte er nicht erzielen. Kohlenoxydgas und Schwefelwasserstoffgas riefen im Blute keine Blaufärbung hervor. Wichtig war der Nachweis, dass das Chromogen, das sich durch Kohlensäure blau färbt, in den Blutzellen und nicht im Plasma sitzt, denn filtrirtes Blut bläut sich nicht, wohl aber der Niederschlag. Auffallend ist es, dass das Blut von *Ciona intestinalis* auch nach Kohlensäurezuleitung farblos bleibt; mit Schwefelwasserstoff gesättigt, wird es erst nach einiger Zeit etwas dunkler. Nach Säurezusatz sondert sich ein unbedeutendes Gerinnsel ab; wird Ammoniak in das frische Blut gebracht, so färbt es sich zeisiggrün, doch lässt sich diese Farbe durch Salzsäure wieder beseitigen. Auch das im Leben gelbe Blut von *Botryllus*, das nach Harless nach dem Tode blau werden soll, konnte Krukenberg nicht zur Blaufärbung bringen, selbst nicht durch Kohlensäurezusatz.

Später hat Krukenberg (1882) den Blutfarbstoff der *Ascidia fumigata* nochmals geprüft und einige weitere Einzelheiten seinen ersten Mittheilungen hinzugefügt. Der im Leben gelbe Farbstoff schwärzt sich bei Siedetemperatur augenblicklich, beim Absterben erst in einiger Zeit, ebenso erfolgt Schwärzung in Kali oder Ammoniak. Stärkerer Säurezusatz hebt die Schwärzung auf, und das saure Blut wird grüngelb. Der gelbe Farbstoff ist in Alkohol und Aether leicht löslich, schwerer in Wasser; die Lösungen fluoresciren nicht und lassen keine Absorptionsbänder im Spectrum erkennen. Darin besteht eine Aehnlichkeit mit „Aplysinofulvin", dem Farbstoff einer Spongie (*Aplysina aerophoba*), die häufig mit der *Ascidia fumigata* vergesellschaftet vorkommt, und Krukenberg glaubte daher zunächst, dass die Ascidie ihren Farbstoff von der ersteren beziehe. Doch überzeugte er sich, dass die beiden Farbstoffe nicht identisch sind. Zuweilen tritt Schwärzung des gelben Ascidienblutes auch nach Schütteln mit Sauerstoff ein. Beim Stehen des frischen gelben Blutes an der Luft beginnt die Melanose an der Oberfläche und schreitet nach dem Boden zu vor. Krukenberg glaubt daher, dass mit der Schwärzung des Ascidienblutes eine Sauerstoffaufnahme verbunden ist, und dass der schwärzende Einfluss der Kohlensäure nur auf einer zerstörenden Wirkung auf das Reductionsferment beruht. Das schwarze Oxydationsproduct des gelben Blutfarbstoffs der *Ascidia fumigata* ist schwarzbraun; alkoholische Lösung des Pigments in Ammoniakwasser getropft, giebt einen schmutzigbraunen Niederschlag. Beim Verdünnen mit reinem Wasser färbt sich die alkoholische Lösung grüngelb.

Dass das Blut mancher Ascidien im lebenden Thier stets hellfarben angetroffen wird, obwohl es sich nach dem Tode und auch nach Kohlensäurezusatz rasch bläut, führt Krukenberg darauf zurück, dass die Kohlensäure, so lange das Thier lebt und athmet, immer sofort wieder vom Blute abgegeben wird.

II. Ich habe bereits früher bemerkt, dass von den wahren Pigmentzellen des Blutes die Elemente scharf unterschieden werden müssten, deren Färbung auf eingewanderte pflanzliche Parasiten zurückzuführen ist, und in einem früheren Kapitel (p. 202) findet man bereits dafür einige Beispiele erwähnt. Die Zahl dieser liesse sich beliebig vermehren, denn ich glaube, dass es nicht viel Ascidien geben dürfte, die sich gegen symbiotische Algenzellen durchaus abwehrend verhalten möchten, auch dann, wenn sie an solchen Orten und unter solchen Bedingungen leben, die für die Entwickelung besonders zahlreicher Algen geeignet sind. Auf diese äusseren Lebensbedingungen an den Wohnstätten der Ascidien scheint es mir, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch wesentlich anzukommen, ob und in welchem Masse in den Thieren symbiotische Algen sich finden. Zu übersehen ist dabei allerdings nicht, dass auch schon während der freischwimmenden Larvenperiode eine Invasion von Parasiten eintreten kann, ja dass vielleicht schon dem Ei, wie man

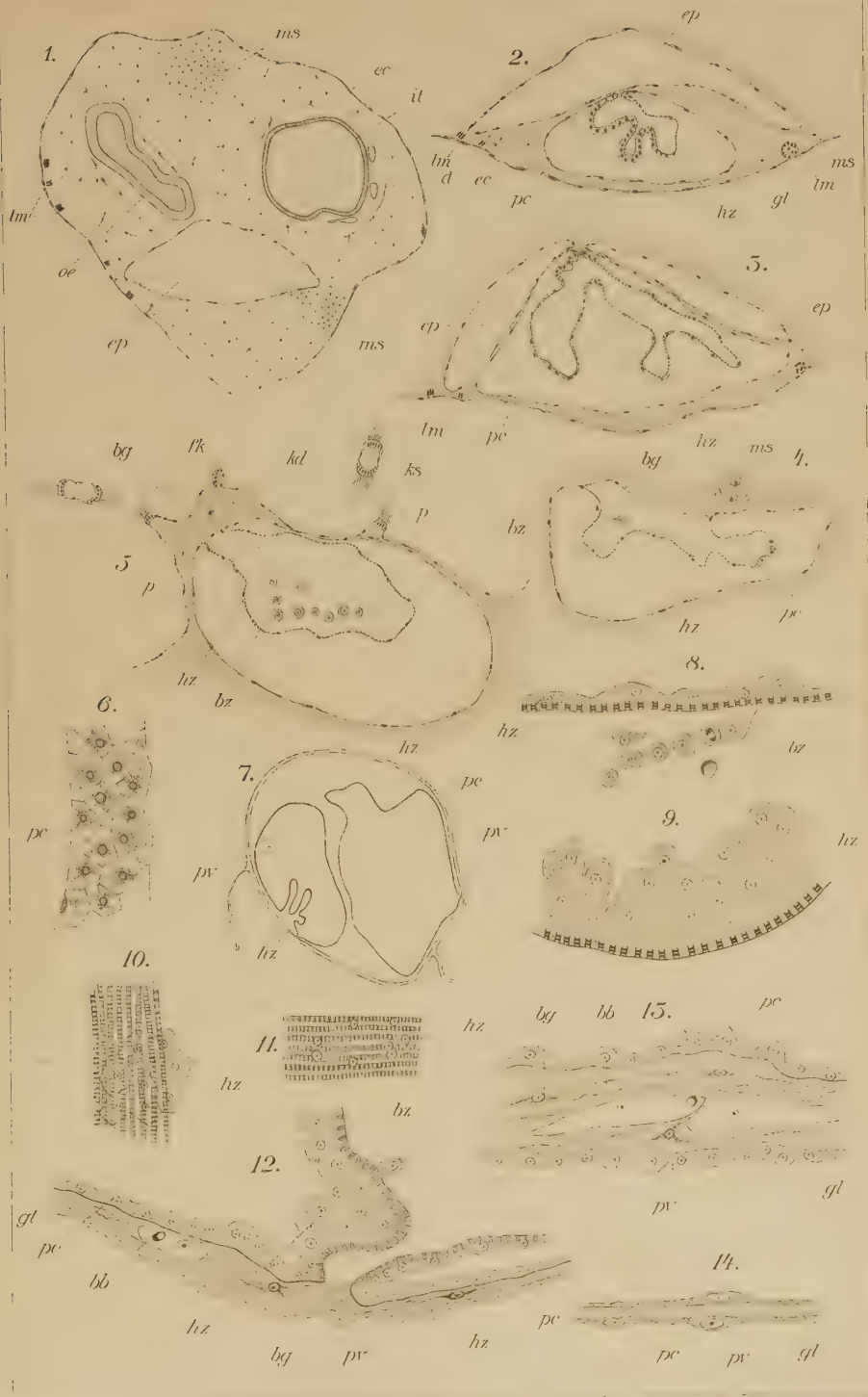
Erklärung von Tafel XXIII.

Ascidien.

Fig.

1. Querschnitt durch den Vorderabschnitt des Abdomens einer 4 mm langen, aus dem Ei gezüchteten *Clavelina lepadiformis*. $\frac{144}{1}$.
2. Aus derselben Serie, 20 Schnitte weiter nach hinten; nur die Region des Herzens ist gezeichnet. $\frac{144}{1}$.
3. Schnitt durch die Herzregion aus derselben Serie; 12 Schnitte weiter hinten als Fig. 2. $\frac{144}{1}$.
4. Querschnitt durch das Herz einer jüngeren festgesetzten *Clavelina*-Larve. $\frac{267}{1}$.
5. Aus einem frontalen Längsschnitt durch einen *Botryllus violaceus*, nur das hintere Kiemendarmende, Herz und Pericard sind gezeichnet worden. $\frac{267}{1}$.
6. Stück aus der Pericardialwand von *Ciona intestinalis*. $\frac{500}{1}$.
7. Querschnitt durch die Mitte der Herzschleife einer *Ciona intestinalis*. Das Pericard ist vom Perivisceralepithel umhüllt. $\frac{11}{1}$.
8. Schnitt durch die Herzwand einer *Ciona*; Herz im Stadium der Diastole. $\frac{550}{1}$.
9. Schnitt durch die contrahirte Herzwand desselben Thieres. $\frac{550}{1}$.
10. Flächenansicht der Herzwand von *Ciona*; nur ein Theil der die sarcoplasmatischen Zelltheile nach der Herzhöhle zu überdeckenden Fibrillen ist eingezeichnet worden. $\frac{500}{1}$.
11. Eine andere Stelle der Herzwand desselben Thieres, an der keine Zellgrenzen wahrnehmbar sind. $\frac{500}{1}$.
12. Querschnitt durch die Verbindungsstelle der Herz- und Pericardialwand einer *Ciona*. Herzwand auf der einen Seite contrahirt, auf der anderen gedehnt. $\frac{500}{1}$.
13. Schnitt durch die Pericardialwand einer *Ciona* mit der umgebenden Bindegewebshülle und dem Epithel der Perivisceralhöhle. $\frac{550}{1}$.
14. Schnitt durch dieselben Organe an einer anderen Stelle des Herzens derselben *Ciona*. Bindegewebsschicht nur zart und zellenleer. $\frac{550}{1}$.

In Fig. 7, 12, 13, 14 bedeutet: *pv* = Epithel der Perivisceralhöhle.



Griesebe & Dennert.

Erklärung von Tafel XXIV.

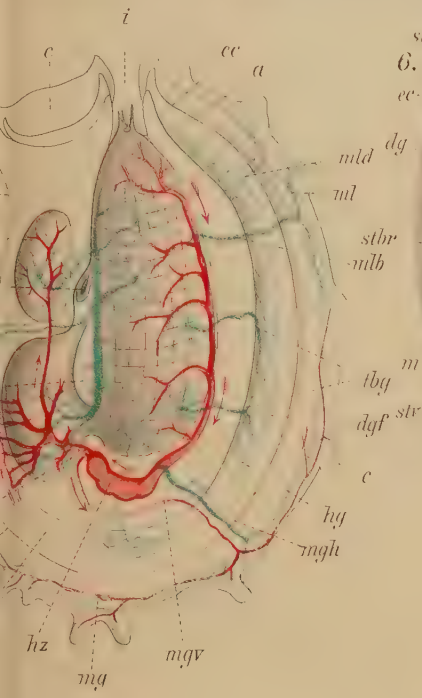
Ascidien.

Fig.

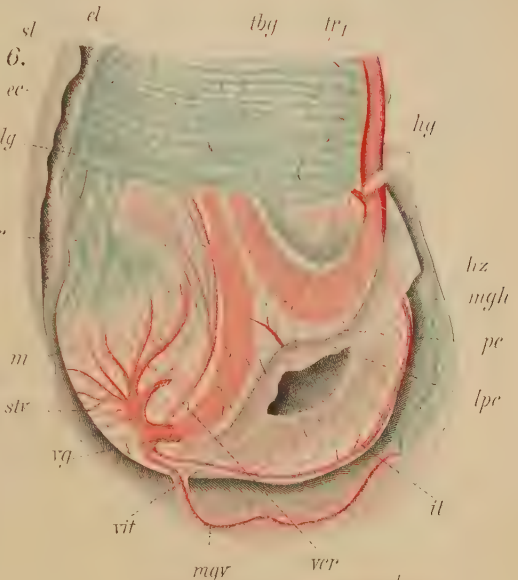
1. Schematische Darstellung des Blutkreislaufs einer *Ciona intestinalis*. $\frac{1}{1}$. (Nach Roule.) Das Intestinum ist nicht eingezeichnet worden; das Herz und das Visceralgefäss liegen in Wirklichkeit rechts vom Magen, nicht, wie in der Abbildung, links.
2. Ein zwischen den Kiemenspalten geführter Längsschnitt durch den Kiemendarm von *Ciona*; ein inneres Längsgefäss ist der Länge nach durchschnitten. $\frac{5}{1}$. (Nach Roule.)
3. Stück aus der Kieme von *Molgula* (*Anurella*) *roscovita*, von aussen gesehen. (Nach Lacaze-Duthiers.)
4. Gefässsystem der Tentakelregion einer *Molgula roscovita*. (Nach Lacaze-Duthiers.)
5. Schematische Darstellung des Blutkreislaufs einer Molgulide. (Nach Lacaze-Duthiers, etwas verändert.)
6. Herz und Gefässe des hinteren Körperendes einer *Ciona*, von rechts gesehen. $\frac{1}{1}$. (Nach Roule.)
7. *Molgula roscovita* nach Entfernung des Cellulosemantels, von rechts gesehen. Das Herz und die grossen von ihm ausgehenden Gefässe sind roth injicirt, nur das rückführende Mantelgefäss ist blau. (Nach Lacaze-Duthiers).
8. Verdauungstractus und seine Blutgefässe von einer *Polycarpa varians*. $\frac{7}{2}$. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.)
9. Halbschematische Darstellung des Verlaufs eines Trabekulargefässes (veine palléobranchiale) und seiner beiderseitigen capillaren Verzweigungen von einer *Molgula roscovita*. (Nach Lacaze-Duthiers.)

In allen Abbildungen sind die Gefässe, welche arterielles Blut führen, roth, die venöses Blut enthaltenden blau gezeichnet. Dabei ist das Herz in advisceralen Contractionen begriffen gedacht, derart, dass das arterielle Blut aus den Kiemengefässen in das Hypobranchialgefäss und das Herz strömt. Das aus dem hinteren Herzende entspringende grosse Visceralgefäss und seine ersten Verzweigungen enthalten dann ebenfalls noch arterielles Blut.

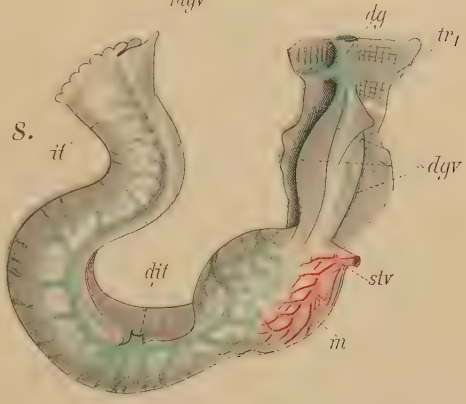
dg Dorsalgefäss.
dgf Dermalgefässe, Gefässe der Leibeswand.
dgc capillare, *dgl* längsverlaufende } Dermalgefässe.
dit Dermointestinalgefäss bei *Polycarpa*.
dvg Dorsovisceral- oder Dorsointestinalgefässe.
g Geschlechtsorgane.
hg Hypobranchialgefäss.
hga vordere, *hgp* hintere } Hypobranchialgefässe.
hzt Haftzotten.
if Infundibula der Kieme.
il Innere Längsgefässe der Kieme.
kf Kiemenfalten, sog. Leitfalten.
lg Längsgefässe in der primären Kiemenwand.
lpc Ligament des Pericards, von der Perivisceralwand gebildet.
lw Leibeswandung, zwischen Ektoderm und äusserer Peribranchialwand gelegen.
mg Mantelgefässe.
mgh Hypobranchialast, *mgv* Visceralast } des Mantelgefässes.
ml linkes vorderes Mantelgefäss bei *Molgula*.
mlb Branchialstamm, *mld* Dermalstamm } des linken Mantelgefässes.
n Nierensack.
pv Perivisceralhöhle.
rsd aus dem Dorsalgefäss, *rsh* aus dem Hypobranchialgefäss } entspringender Ringsinus des Tentakelträgers.
spr Septum zwischen Peribranchial- und Perivisceralhöhle.
stbr Stomacobranchialgefäss.
stv Stomacovisceralgefäss.
tbg Trabekelgefäss.
tgd mit dem Dorsalgefäss, *tgh* mit dem Hypobranchialgefäss } durch den Ringsinus verbundene Tentakelgefässe.
tr_1 tr_2 tr_3 Transversalgefässe 1., 2., 3. Ordnung resp. Querfaltungen des Kiemendarms.
vcr Viscerocoronaria, vom Visceralstamm ausgehende Herzgefässe.
vg Visceralgefäss.
vgex Aussenast des Visceralgefässes bei *Molgula*.
vit Viscerointestinalgefäss.



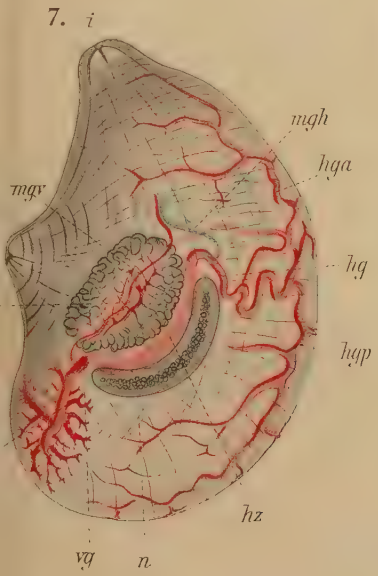
6.



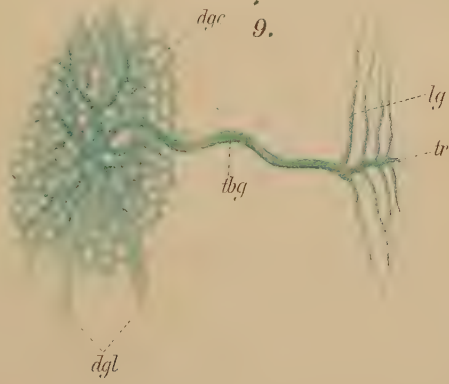
8.



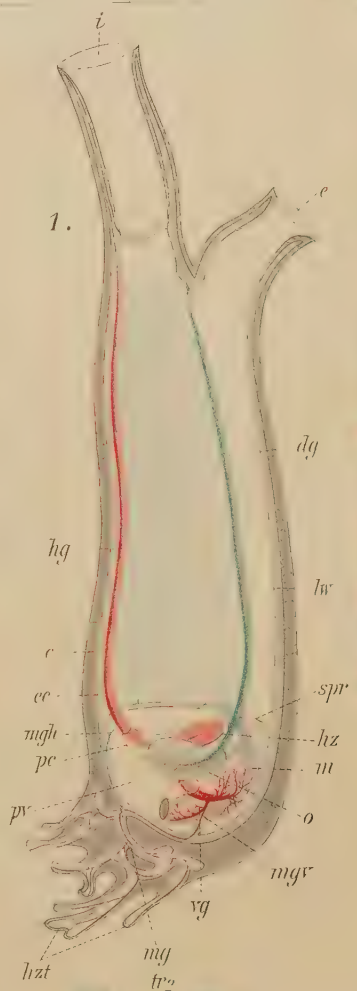
7.



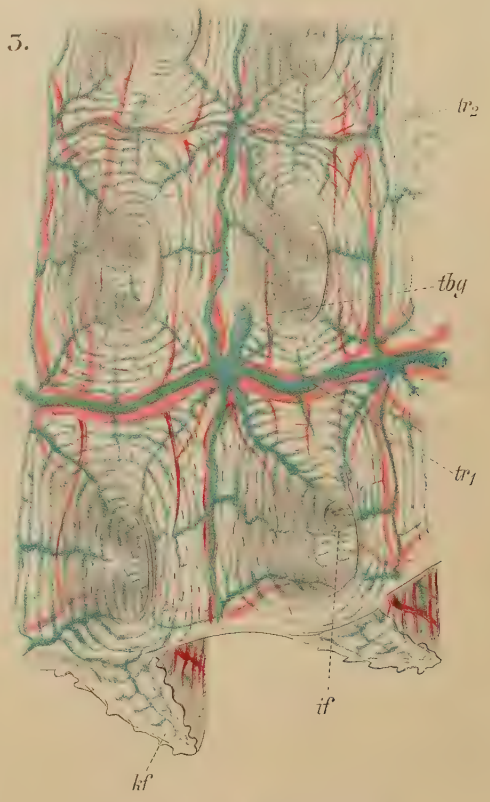
9.

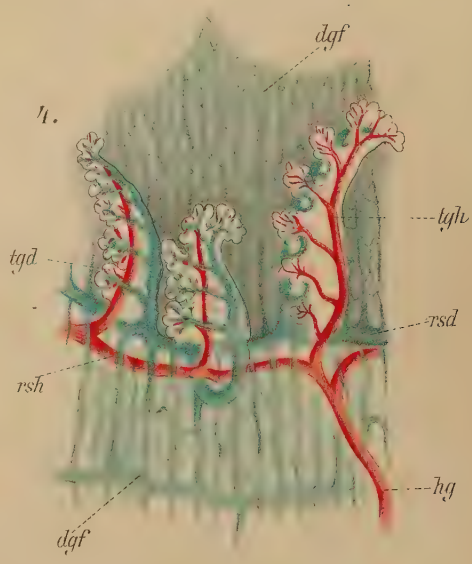


Lith. Griesecke & Decrient.


1.
i
e
dg
hg
lw
c
ce
spr
mgh
hz
pc
m
pv
o
mgv
vg
hzt
mg

2.
tr2
tr1
il
tr2
lg
tr1


3.
tr2
tbg
tr1
if
kf


4.
dqf
tgh
tgd
rsd
rsh
hg
dqf

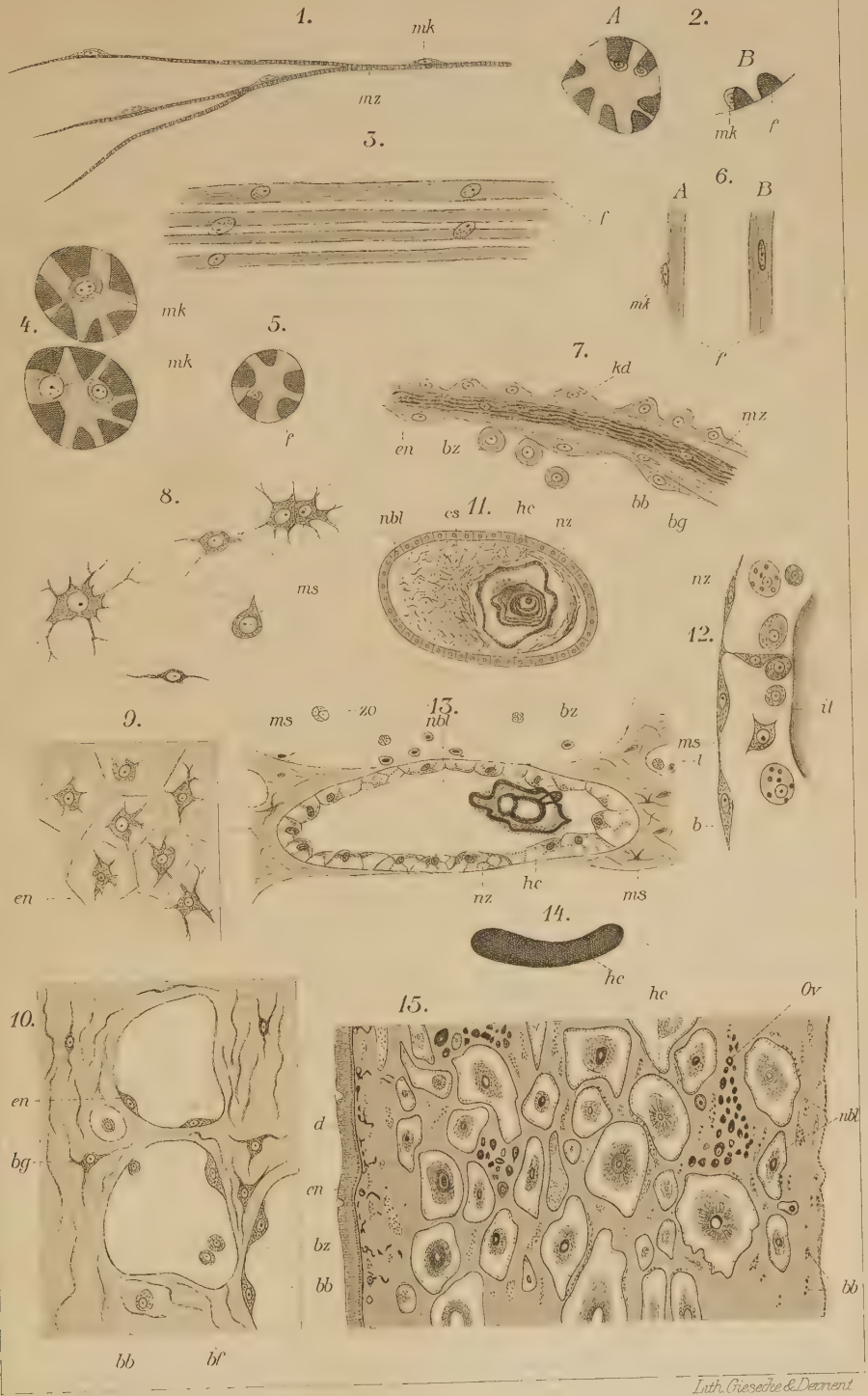
Erklärung von Tafel XXV.

Ascidien.

Fig.

1. Muskelfaserzellen aus der Cloakenregion von *Botryllus violaceus.* $\frac{1000}{1}$.
2. Querschnitte durch zwei primitive Muskelbündel von *Cynthia papillata.* In *B* ist nur ein Theil des Primitivbündels eingezeichnet worden. $\frac{1500}{1}$.
3. Stück aus der Ringmuskulatur von *Clavelina lepadiformis.* $\frac{1500}{1}$.
4. Querschnitte durch zwei primitive Längsmuskelbündel von *Clavelina.* $\frac{1500}{1}$.
5. Querschnitt durch ein in einen Nervenstrang eingebettetes primitives Längsmuskelbündel von *Phallusia mammillata.* Aus derselben Serie wie Fig. 8, Tafel XVII. $\frac{1000}{1}$.
6. Zwei Muskelfibrillen mit anliegenden Muskelkernen von *Cynthia papillata.* $\frac{1500}{1}$.
7. Querschnitt durch die Dorsalwand des ventralen Blutgefässes von *Ciona intestinalis*; Theil des in Fig. 10, Taf. XVIII abgebildeten Schnittes. $\frac{550}{1}$.
8. Mesenchymzellen aus der Leibeswand von *Phallusia mammillata.* $\frac{550}{1}$.
9. Stück aus der Endothelwand des ventralen Blutgefässes von *Ciona intestinalis.* $\frac{550}{1}$.
10. Querschnitt durch das den Endostyl umschliessende Bindegewebe mit kleineren Blutbahnen von *Ciona intestinalis.* $\frac{275}{1}$.
11. Querschnitt durch ein Nierenbläschen von *Microcosmus scrotum.* $\frac{1}{1}$. (Nach Dahlgrün.)
12. Querschnitt durch das das Intestinum umgebende Bindegewebe mit Nierenzellen von *Botryllus violaceus.* $\frac{550}{1}$.
13. Querschnitt durch ein Nierenbläschen und umgebendes Bindegewebe von *Ascidiella cristata.* $\frac{303}{1}$.
14. Harnconcrementstab aus der Niere von *Molgula occulta.* $\frac{2}{1}$.
15. Längsschnitt durch die Darmwand und das umgebende Bindegewebe mit Nierenbläschen von *Phallusia mammillata.* Circa $\frac{20}{1}$. (Fig. 13—15 nach Dahlgrün.)

bf = Bindegewebsfibrillen; *cs* = Krystallstäbchen in den Nierenbläschen; *en* = Endothelwände der Blutbahnen; *f* = Muskelfibrillen; *hc* = Harnconcretionen; *mk* = Muskelkerne; *nbl* = Nierenbläschen; *nz* = Nierenzellen; *Ov* = Ovarium resp. Eizellen; *zo* = Zoochlorellen.



Lith. Giesecke & Devrient

es für *Hydra* und andere Formen kennt, gelegentlich Algenzellen beigegeben werden.

Im Blut befallen die Zoochlorellen gewöhnlich die Blutzellen. In diesen vermehren sie sich in der bekannten Weise, und dabei kann die Blutzelle vollständig zerstört werden, so dass die Algen gelegentlich auch frei in der Flüssigkeit schwimmen. Andererseits geht auch eine ganze Anzahl von den in die Blutkörperchen eingewanderten Algenzellen zu Grunde, da jene sie nach Art phagocytärer Zellen angreifen und bewältigen.

Ist die Zahl der Zoochlorellen eine grosse, so beeinflusst sie die Färbung des Blutes in bemerkenswerther Weise, und auch für das Ergebniss der chemischen Untersuchung des Blutes wird dann die Anwesenheit der Algenzellen nicht ganz ohne Bedeutung sein können, da sie sich nicht von den wahren Blutzellen trennen lassen und so wie diese der Einwirkung der angewendeten Agentien unterliegen. Es ist vielleicht nicht ganz unwahrscheinlich, dass der bei verschiedenen Behandlungsweisen so häufig in wechselnder Stärke auftretende grünlichgelbe Farbenton des Blutes auf verschiedene Mengen von Algenzellen zurückzuführen sein möchte.

III. In den Gefässen, vom Blute umspült, finden sich endlich noch gewisse feste, kalkige Bildungen, die Spicula, die z. Th. wenigstens von frei im Blute gelegenen Mesenchymzellen aus entstanden sein dürften und daher auch an dieser Stelle zu erwähnen sind, wenngleich ihrer erst weiter unten eingehender gedacht werden soll. Es ist aber auch möglich, dass manche der später ganz in den Blutgefässen liegenden Spicula zuerst im umgebenden Bindegewebe sich entwickelten und erst nachträglich in die Blutbahnen gelangten, sei es durch Einwanderung in die bereits in der Nachbarschaft vorhandenen Gefässe, sei es dadurch, dass neue Blutgefässe um die Spicula herum sich erst später ausbildeten. Die Spicula in den Blutbahnen, die die Gefässwandungen zuweilen stützen und begleiten, gleichen genau denjenigen, die im Bindegewebe ruhen, und unterscheiden sich zuweilen ziemlich auffallend von den Mantelspiculis (p. 231). Besonders zahlreich trifft man sie im Blut der *Rhabdocynthia papictensis* und *Rhabdocynthia complanata* und mancher *Culeolus*.

b. Die Blutflüssigkeit.

Das Blutplasma der Ascidien hat bisher von den Autoren nur eine weniger eingehende Berücksichtigung erfahren, als die Blutzellen. Zumeist wurde allerdings, besonders bei den chemischen Blutuntersuchungen, in der Weise verfahren, dass das gesammte ausfliessende Blut, also Zellen und Plasma, geprüft wurde, ohne dass eine Trennung in die beiden Bestandtheile vorher ausgeführt worden wäre. In manchen Fällen konnte aber trotzdem aus gewissen Anzeichen geschlossen werden, dass sich die Ergebnisse auf die Zellen und nicht das Plasma beziehen. Immer ist

das aber freilich nicht der Fall, und es bleibt dann zweifelhaft, welchem Bestandtheil des Blutes die fragliche Eigenschaft zukommt. So erwähnt z. B. Heller den chlorartigen Geruch des Blutes der *Ascidia fumigata;* es ist vielleicht möglich, dass er vorwiegend vom Plasma ausgeht. Ebenso riecht das Blut, wie freilich auch die anderen Gewebe des *Botrylloides cyanescens* intensiv nach Knoblauch.

Dass das Blutplasma der Ascidien, im Gegensatz zu den Blutzellen, ausnehmend arm an gelösten eiweisshaltigen Substanzen ist, hat zuerst Krukenberg mit besonderem Nachdruck betont und damit in Zusammenhang gebracht, dass das organische Nährmaterial von Zelle zu Zelle übertragen und nicht lediglich durch einen Säftestrom fortgeleitet wird. Daher zeigt das Blut (*Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*, *Ascidia fumigata*, *Phallusia mammillata*, *Botryllus violaceus*) meist keine stärkere Neigung zur Gerinnselbildung und trübt sich als Filtrat nur äusserst gering beim Erhitzen. Krukenberg erblickt demnach auch die vornehmlichste Bedeutung der Blutflüssigkeit darin, „dass sie ein für das Zellenleben günstiges inneres Medium bietet". Nicht zu verkennen ist natürlich im Besonderen auch hier der Vortheil, dass die für die Athmung und Ernährung so überaus wichtigen Blutzellen, passiv im Strome des Blutplasmas schwimmend, viel rascher an entferntere Körperstellen gelangen können, als wenn sie die gleichen Strecken lediglich in amöboiden Bewegungen zurücklegen müssten.

c. Der Kreislauf des Blutes.

Bei aufmerksamer Durchsicht des den Verlauf der Blutgefässe schildernden Abschnitts (p. 538 u. fg.) lässt sich zwar schon eine Vorstellung davon gewinnen, in welcher Weise das Blut in den Gefässen kreist, allein es scheint mir doch im Interesse eines besseren Verständnisses wünschenswerth zu sein, hier im Zusammenhange auszuführen, welche Wege der Blutstrom bei den ad- und abvisceralen Herzcontractionen einschlägt.

Während der advisceralen Pulsationen functionirt das vordere Herzende als venöses und saugt das fast rein arterielle Blut des Hypobranchialgefässes auf. Das Visceralgefäss hat dann die Bedeutung einer Aorta und führt durch seine verschiedenen Stämme das sauerstoffreiche Blut den Eingeweiden zu. Die Verzweigungen des Visceralgefässes erwiesen sich als recht mannigfaltig, und gelegentlich liess sich eine grössere Anzahl selbstständiger Aeste unterscheiden, die das Blut den verschiedenen Organen gesondert übermittelten. So strömt der Inhalt des Visceralgefässes durch die Viscerointestinal- und Stomacoviscerateste nach dem Magen und Intestinum, häufig durch einen besonderen Viscerogenitalast zu den Geschlechtsorganen, durch die Viscerodermaläste in eine bestimmte Region der Leibeswand und durch Viscerocoronarien zum Herzen. Die capillaren Sinus, in denen alle diese Gefässe endigen, können selbst wieder miteinander verbunden sein, oft so innig, dass die einzelnen

Regionen, die von dem einen oder anderen Stamm versorgt werden, gar nicht mehr scharf auseinander zu halten sind. Bei den zahlreichen Ascidien, bei denen Mantelgefässe auftreten, besitzt das Visceralgefäss noch einen anderen, bald nahe beim Herzen, bald viel entfernter entspringenden Zweig, den Visceralast des Mantelgefässes, durch den das Blut dem äusseren Cellulosemantel zugeführt wird, um sich auch hier in capillaren Bahnen zu vertheilen.

In den die Eingeweide umgebenden Sinus verliert das Blut an Sauerstoffgehalt und wird venös; es muss daher zu den Kiemen geschafft werden, um sich zu erneuern, und dafür giebt es mehrere Bahnen. Nur das in den Cellulosemantel abgeflossene Blut kehrt zum Herzen zurück, ohne die Kiemen durchwandert zu haben, und es liegt daher die oben schon erwähnte Annahme nahe, dass den terminalen Gefässkölbchen der Mantelgefässe eine respiratorische Bedeutung zukommen möchte. Der Hypobranchialast des Mantelgefässes ist es, der das durch den Visceralast in centrifugaler Richtung beförderte Blut in das Hypobranchialgefäss und durch dieses ins Herz zurückbringt.

Der Weitertransport der Hauptmasse des durch das Visceralgefäss aus dem Herzen ausströmenden Blutes nach den Kiemen erfolgt einmal auf ziemlich directem Wege, indem bestimmte Regionen der Eingeweidesinus durch besondere Gefässe mit den Transversalgefässen der Kieme im Zusammenhang stehen. Häufig gilt das für die Lacunen in und an den Geschlechtsorganen, die durch Genitobranchialgefässe, und für gewisse lacunäre Bezirke am Intestinum, die durch Branchiointestinalgefässe mit den Kiemen verbunden sind. Die an die Kiemengefässe sich anschliessenden Theile dieser Bahnen durchsetzen zumeist ganz nach Art von echten Trabekelgefässen die Peribranchialräume.

Einen zweiten und sehr wichtigen Weg zu den Kiemen bildet das Dorsalgefäss, in dessen Hinterende gewöhnlich der grösste Theil des venösen, den Darmtractus umspülenden Blutes durch mehrere Aeste (Dorsovisceral- oder Dorsointestinaläste) übertritt. Allerdings soll bei vielen Formen das Dorsalgefäss durch einen starken Ast auch mit dem Hinterende des Herzens in directem Zusammenhang stehen, und dann empfängt es von hinten nicht nur venöses Blut aus den Capillaren, sondern auch eine beträchtliche Menge arteriellen Blutes (*Ascidia*). In dem Dorsalgefäss, dass übrigens noch seitliche kleinere Stämmchen aus der Leibeswand in sich aufnimmt, strömt das Blut von hinten nach vorn zu und umspült das Ganglion, die Neuraldrüse und Flimmergrube. Aus dem Dorsalgefäss tritt es in die Transversalgefässe der Kiemen und die Flimmerbogengefässe über.

Der dritte Weg zwischen den Endcapillaren des Visceralgefässes und den Kiemen verläuft zum grossen Theil in den Leibeswandungen. Das reiche Gefässsystem dieser letzteren steht zwar nur in einem verhältnissmässig wenig umfangreichen Gebiet mit den Lacunen des Visceralgefässes in directem Zusammenhang, aber eine scharfe Abgrenzung lässt

sich nicht durchführen, und das aus dem Visceralgefäss in die Leibeswand eintretende Blut kann nach und nach in alle Dermalgefässe hingelangen. Aus den Lacunen der Leibeswand führen zahlreiche grössere und kleinere Trabekelgefässe in die Transversalbahnen der Kieme, so dass sich also in diesen das ganze durch das Visceralgefäss aus dem hinteren Herzostium ausströmende Blut — ausgenommen nur die durch dem Visceralast des Mantelgefässes abfliessende Menge — ansammelt.

Wo, wie bei manchen Molguliden, vorn links ein zweites Mantelgefäss sich ausbildet, tritt zwischen einer bestimmten Region der venösen Lacunen der Leibeswand und der Kieme noch eine besondere indirecte Verbindung eben durch jenes Mantelgefäss auf. Sein Dermalstamm leitet das Blut aus den dermalen Lacunen in den Cellulosemantel; sein Branchialstamm führt es in eines der Transversalgefässe der Kieme, wie es scheint stets ganz nahe an das Hypobranchialgefäss heran, so dass hier im Kiemendarm kaum noch eine wesentliche Oxydirung des Blutes erfolgen könnte. Das wäre auch überflüssig, wenn wirklich im Mantel bereits die Respiration vor sich gegangen ist.

Das dorsal und seitlich durch die genannten Gefässe in die Transversalbahnen der Kiemen und in das Flimmerbogengefäss einströmende, fast ganz venöse Blut durchfliesst die feinen längs und quer verlaufenden Gefässe des Kiemendarms, wird arteriell und tritt in das Hypobranchialgefäss über, um durch dieses dem Herzen zugeführt zu werden. Der Hypobranchialstamm nimmt ausserdem noch den Hypobranchialast des Mantelgefässes und einige kleinere, vorwiegend venöses Blut führende Zweige aus der Leibeswand in sich auf. —

Kehrt sich die Contractionsrichtung des Herzens um, so schlägt der Blutstrom während der ganzen Dauer der abvisceralen Pulsationen in allen Theilen genau die entgegengesetzte Richtung wie vorher ein. Im Einzelnen auch diesen Strom in allen seinen Richtungen hier zu verfolgen, scheint mir überflüssig zu sein; an der Hand der auf Tafel XXIV gezeichneten Abbildungen wird sich jedermann nach dem eben Gesagten den abvisceralen Kreislauf des Blutes construiren können.

4. Das Epicard.

Bei den Knospen bildenden Ascidien, die Botrylliden und Polystyeliden ausgenommen *), entstehen am Hinterende des Kiemendarms Aus-

*) Auch bei vielen anderen Synascidien ist zwar bisher ein Epicard nicht beobachtet worden; es sind das aber solche Formen, die entweder nur durch die Beschreibungen älterer Autoren bekannt sind, oder bei denen nach einem Epicard überhaupt nicht besonders gesucht wurde. Nur bei *Perophora* dürfte das Epicard gänzlich fehlen, wenn man nicht die winzigen Ausbuchtungen am hinteren Ende des Kiemendarms (vgl. Taf. VIII, Fig. 4) als rudimentäre Andeutungen dieses Gebildes auffassen will, obwohl sie weder an der Bildung des Herzens, noch der Knospen irgendwie sich betheiligen. Bei *P. viridis* fand Lefevre (1898), dass die entodermale Scheidewand der Stolonen sich in die Wandung

stülpungen des Entodermepithels, die auf frühen Embryonalstadien zumeist paarig, je eine links und rechts, auftreten, dann an verschiedenen Stellen miteinander verwachsen können und in wechselnder Weise den hinteren Körperabschnitt durchsetzen. Dieses Gebilde wurde von Van Beneden und Julin Epicard genannt, war aber schon lange vorher für eine ganze Reihe Synascidien genau und zutreffend beschrieben worden. Im Besonderen hatte bereits Kowalevsky (1874) für *Amaroucium proliferum* den Nachweis geliefert, dass hier das ganze Abdomen und Postabdomen von einer „Doppelscheidewand", deren beide Blätter stellenweise ziemlich weit auseinander weichen und einen ansehnlichen centralen Hohlraum umschliessen können, durchsetzt wird. Die Doppelwand trennt die primäre Leibeshöhle in zwei Abschnitte, die im Bereiche des Postabdomens annähernd gleich gross, im Abdomen aber sehr verschieden sind, da hier der ganze Verdauungstractus im dorsalen Abschnitt gelegen ist. In jungen Thieren fand Kowalevsky einen deutlichen Zusammenhang des Epithels der Doppelscheidewand mit dem Kiemendarm und eine Verbindung der Kiemendarmhöhle mit dem Lumen des Septums. In alten Thieren scheint sich aber der Zusammenhang zu lösen, wenigstens liess sich dieser nicht mehr nachweisen. Ganz zutreffend haben auch Della Valle (1881) bei *Fragarium areolatum* und Drasche (1883) bei mehreren Polycliniden das Epicard geschildert und als setto endodermico oder Entodermrohr bezeichnet. Ebenso ist bereits von Kowalevsky die Bedeutung dieses Entodermrohrs für die Knospung klar erkannt worden. Es schien mir nothwendig, hier diese historischen Daten vorauszuschicken, um die zahlreichen irrthümlichen Angaben, die über die Entdeckung dieses Organs verbreitet wurden, richtig zu stellen. Bei *Clavelina* wurde allerdings im entwickelten Thier zuerst durch Van Beneden und Julin das Epicard als ein neben dem Herzen und Pericard bestehendes Organ erkannt, während ich es nur in den Larvenstadien beobachtete.

Der Bau des Epicards ist überaus einfach. An allen Stellen wird die Wandung von einem durchaus einschichtigen Epithel gebildet, das in der Regel über weite Strecken sehr stark abgeflacht erscheint (Fig. 1—3, Taf. XXIV). Aber auch ausserhalb der Plattenepithelregionen bleibt die Epicardialwand fast überall zart und aus kleinen cubischen oder niedrigen prismatischen Zellen zusammengesetzt. Tiefgreifende histologische Veränderungen erfolgen nur dann, wenn die Knospenvermehrung eintritt und das innere Knospenblatt aus dem Epicard sich bildet.

Die Gestalt des Epicards stimmt im Allgemeinen bei allen Synascidien ziemlich überein; sie gleicht einem mehr oder minder langgestreckten, taschenförmigen Sack, der in dorso-ventraler Richtung in der

des linken Peribranchialraums der an den Stolonen knospenden Thiere fortsetzt, und er glaubt, dass der Verbindungsstrang zwischen Stoloentoderm und Peribranchialraum dem Epicard der anderen Ascidien gleichwerthig sei.

Regel stark zusammengedrückt, seitlich in die Breite gezogen erscheint. An dem Vorderende hängt das Epicard, entsprechend seinem paarigen Ursprung, an zwei Stellen mit dem Kiemendarm zusammen. In der Jugend besteht wohl immer eine Verbindung der Kiemendarm- und Epicardialhöhlen, im Alter schwindet sie häufig, weil die Ränder der Ostien miteinander verwachsen. Im mittleren Bereich verläuft es ventral vom Darmtractus, durch diesen oft ganz an die Bauchseite des Thieres gerückt (*Clavelina*; Fig. 2, Taf. VIII), während es in anderen Fällen (viele Polycliniden) etwas näher der Hauptaxe bleibt und namentlich im Postabdomen eine quer verlaufende Scheidewand darstellt, die oft (*Fragaroides*, *Circinalium*) die gesammte primäre Leibeshöhle so vollkommen in eine dorsale und ventrale Partie sondert, dass hier keine Verbindung der dorsalen und ventralen Blutbahnen auftreten kann. Das hinterste Ende verhält sich verschieden. Häufig zieht es sich in zwei Zipfel aus, die sich zumeist an die Dorsalwand des Pericards anlegen (Fig. 3, Taf. XXIII), bei den Polycliniden aber (*Fragaroides*, Textfigur 122, p. 510) so weit nach rechts und links auseinander weichen, dass sie an den Seitenwänden des Pericards entlang laufen und diese oft rinnenförmig in die Pericardialhöhle einstülpen.

Bei den aus dem befruchteten Ei sich entwickelnden Individuen der *Clavelina* soll nach den Untersuchungen von Van Beneden und Julin das Hinterende des Epicards nicht einfach blind endigen, sondern sich als „lame épicardique" in die Stolonen fortsetzen, um deren entodermale Scheidewand zu bilden, während in den Stolonen, die von den durch Knospung entstandenen Individuen ausgehen, die Scheidewände von Fortsätzen der Pericardialwand gebildet werden, weil das Epicard hier in zwei blinde Zipfel ausläuft, die sich nicht bis in das hinterste Körperende erstrecken, sondern bereits unmittelbar hinter dem Magen endigen. Dieser Gegensatz des Verhaltens des Epicards bei den verschiedenen Individuen der *Clavelina* ist immerhin auffallend, und zwar umsomehr, als in allen anderen Stücken eine vollständige Uebereinstimmung des Baues der aus Eiern und aus Knospen entstandenen Thiere besteht. Der bei so manchen Tunicaten scharf hervortretende Polymorphismus der geschlechtlich und ungeschlechtlich erzeugten Generationen erschiene demnach bei *Clavelina* auf die erwähnten Unterschiede des Epicards beschränkt. Ich kann aber nicht umhin, hier darauf aufmerksam zu machen, dass Van Beneden und Julin keine einzige Abbildung gegeben haben, aus der sich entnehmen liesse, dass in der That das Epicard in die entodermale Scheidewand des Stolos übergeht. In den ältesten, von mir aus Larven gezüchteten Solitärthieren, die allerdings erst eine Länge von 4—5 mm besassen, aber die Anlagen der Geschlechtsorgane bereits erkennen liessen, war das noch nicht der Fall, und das Herz erstreckte sich weiter nach hinten als das Epicard.

Schon aus den oben mitgetheilten Thatsachen lässt sich entnehmen, dass die physiologische Bedeutung des Epicards vornehmlich darin

besteht, dass es das Entoderm bildende Organ bei der Knospung darstellt. Des Näheren kann das an dieser Stelle noch nicht ausgeführt werden, dagegen wird im XV. Kapitel ausführlich dargethan werden, in welcher verschiedenen Weise sich das Epicard bei den verschiedenen Ascidiengruppen an der Knospenbildung betheiligt und wie das innere Knospenblatt, das aus dem Epicard hervorgeht, in den späteren Entwickelungsstadien sich umgestaltet.

Eine besonders wichtige Bedeutung des Epicards — schon der Name des Organs weist darauf hin — glaubte man darin zu erkennen, dass es in unmittelbarer Nachbarschaft des centralen Gefässapparates gelegen ist und zuweilen mit dem Pericard eng verbunden zu sein schien. Es müssen daher die Beziehungen zwischen Herz und Epicard an dieser Stelle mit einigen Worten klargelegt werden; doch kann hier nur das Verhalten im voll entwickelten Thier untersucht werden, da die verwickelten Vorgänge bei der Bildung dieser Organe in Embryonen und Knospen, die übrigens durchaus noch nicht in vollkommen befriedigender Weise erkannt sind, erst später beschrieben werden sollen. Mag vielleicht auch auf bestimmten Entwickelungsstadien bei manchen Ascidien eine Communication zwischen der Epicardial- und Pericardialhöhle bestehen, so ist das doch sicher immer nur eine vorübergehende Erscheinung, und im ausgebildeten Thier kann die Epicardialhöhle zwar mit der Kiemendarmhöhle, aber nicht mit der Pericardialhöhle in Verbindung stehen. Dagegen legt sich zuweilen die ventrale Epicardialwand an die Dorsalseite des Pericards ganz dicht an, doch habe ich niemals, auch wenn eine trennende Gallert- oder Mesenchymschicht fehlte, eine vollkommene Verwachsung beider Epithelien zu einer einheitlichen membranösen Schicht beobachtet, sondern vermochte sie immer noch als zwei gesonderte Plattenepithelien nachzuweisen.

Van Beneden und Julin haben angenommen, dass es eine der wichtigsten Aufgaben des Epicards sei, die Herzsutur, die sie als eine offene Herzspalte ansehen, zu bedecken und zu verschliessen (siehe oben p. 508). Sie haben den Streifen des ventralen Epicardialepithels, der den Verschluss besorgt, als raphé cardiaque bezeichnet und scheinen anzunehmen, dass das Verhalten, das sie bei *Clavelina* beobachtet hatten, ein allgemein giltiges sei. Indessen hat schon Maurice (1888) ausgeführt, dass bei *Fragaroides*, und vielleicht verhält es sich bei allen Polycliniden ähnlich, eine raphé cardiaque im Van Beneden'schen Sinne überhaupt nicht vorkommt. Denn die beiden Epicardialzipfel umgreifen hier links und rechts das Pericard, während das hufeisenförmige Herz ventral und dorsal, nahe der Medianebene, in weiter Entfernung vom Epicard sich in die Pericardialwand nach aussen zu umschlägt. Von einem Verschluss der Herznaht durch das Epicard kann also hier keine Rede sein (vgl. Textfigur 122, p. 510). Wo die Ränder der Herznaht nicht vollständig miteinander verwachsen, wird in der Regel der Verschluss der Herzhöhle gegen die primäre Leibeshöhle durch eine Binde-

gewebsbrücke herbeigeführt, die sich dem Herzschlitz anlegt (Fig. 5, Taf. XXIII). Auch bei *Clavelina* fand ich es so (vgl. die Abbildungen auf Tafel XXIII), wenngleich ich die Möglichkeit nicht in Abrede stellen möchte, dass vielleicht gelegentlich Pericard und Epicard so nahe aneinander rücken, dass für eine Mesenchymzwischenschicht oder auch nur für eine Gallertlage kein Raum mehr bleibt. Jedenfalls aber kann ich es nicht als das für alle Ascidien normal giltige Verhalten ansehen, dass das Epicard dazu dient, den Verschluss der Herzhöhle im mittleren Bereich des Organs herbeizuführen, so dass nur vorn und hinten noch je ein Ostium bestehen bleibt, aus dem die grossen Körpergefässe entspringen können.

Im Anschluss an die oben gegebene Darstellung des Baues des Epicards bei den Knospen bildenden Ascidien muss ich darauf aufmerksam machen, dass neuerdings von Julin (1899) bei einer Anzahl Monascidien ein Epicard beschrieben wurde, das allerdings im ausgebildeten Thier nur in ziemlich reducirtem Umfang bestehen bleibt, im Embryo aber stärker hervortreten soll (*Styelopsis grossularia, Lithonephria eugyranda*). Wir werden im folgenden Abschnitt bei einer anderen Monascidiengattung (*Ciona*) als Perivisceralhöhle ein sehr umfangreiches Gebilde kennen lernen, das dem Epicard der knospenden Ascidien zweifellos homolog ist, aber bei den übrigen Monascidien ist es mit Sicherheit noch nicht erkannt worden. Auch bei *Rhopalaea* breitet sich im hinteren Körperabschnitt, in ganz ähnlicher Weise wie bei *Diazona*, dorsal vom hufeisenförmig gekrümmten Herz ein Epicard aus, das sich mit einem schmalen Fortsatz zwischen die beiden Darmschenkel einschiebt, ohne aber auch nur entfernt die Ausdehnung zu gewinnen, die die Perivisceralhöhle der *Ciona* zeigt. Die Beurtheilung dieses Epicards der *Rhopalaea* hängt naturgemäss davon ab, welche Stellung diese Form in einem natürlichen Ascidiensystem einnimmt. Ist die *Rhopalaea*, wie die Einen annehmen, der *Ciona* nächstverwandt, so wird man ihr Epicard als eine noch unvollkommen entwickelte Perivisceralhöhle aufzufassen haben. Steht sie aber den Gattungen *Diazona*, *Sluiteria*, *Ecteinascidia* und ähnlichen näher als der *Ciona*, so wird man ihr Epicard als ein ursprünglich für die Knospung wichtiges Organ ansehen müssen. Allerdings ist Knospung bei *Rhopalaea* noch nicht beobachtet worden. Es mag vielleicht sein, dass sie, wie es Lahille für nicht ganz unwahrscheinlich hält, dennoch vorkommt; vielleicht aber pflanzt sich diese Gattung ausschliesslich geschlechtlich fort, und dann läge die Annahme am nächsten, dass bei ihren Vorfahrenformen zwar Knospenbildung erfolgte, dass aber jetzt diese Fähigkeit verloren gegangen ist, obwohl sich im Epicard ein für die Knospung wichtiges Organ noch erhalten hat. (Vgl. Anmerkung p. 574.)

Bei *Styelopsis grossularia* erscheinen im ausgebildeten Thier die beiden Epicardialausstülpungen des Embryos nicht mehr als selbstständige

Aussackungen, sondern ihre Wandungen werden, nachdem die Lumina geschwunden sind, wieder ganz in den Kiemendarm aufgenommen und bilden füglich das bewimperte Cylinderepithel, das seitlich von der Retropharyngealrinne gelegen ist. Bei *Lithonephria eugyranda* entsteht auf der linken Seite auch im Embryo keine Epicardausstülpung mehr, und die embryonale rechte schwindet ebenfalls nach der Festsetzung der Larve vollkommen, indem sie in die hintere, von Kiemenspalten nicht durchbrochene Wand des Kiemendarms einbezogen wird. Hier unterscheidet sie sich später auch nicht mehr histologisch von den benachbarten Regionen des Entodermepithels.

Auf diese Auffassung Julin's wird im XIV. Kapitel noch eingegangen werden müssen. Doch möchte ich schon hier nicht unterlassen, meine Bedenken gegen Julin's Deutungen auszusprechen, selbst wenn die Thatsachen richtig beobachtet sein sollten. Dass das Letztere für *Ciona* nicht zutrifft, ist bereits durch Damas und Selys-Longchamps erwiesen worden, und auch in Bezug auf die anderen Formen bestehen bei mir starke Zweifel. Jedenfalls sind die zum grossen Theil skizzenhaften Abbildungen nicht geeignet, als besonders beweiskräftig zu gelten.

5. Die Perivisceralhöhle.

Im hinteren Körperabschnitt der *Ciona* fand Kupffer eine von besonderen endothelialen Wandungen begrenzte Höhlung, die die Eingeweide umgiebt, und die von ihm als „Leibeshöhle" bezeichnet wurde. Auch Roule hat sie in derselben Weise gedeutet und „cavité générale postérieure" genannt; Van Beneden und Julin beschrieben sie unter dem Namen „espace périviscéral" und vermutheten, dass sie dem Epicard der anderen Ascidien homolog sei.

Eine befriedigende Lösung der controversen Ansichten über die Bedeutung und auch die Beschaffenheit der Perivisceralhöhle haben erst die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen von Newstead (1893), Damas (1899) und Selys-Longchamps (1900) gebracht. Erst verhältnissmässig spät, in der festgesetzten Larve, beginnt die Bildung des Perivisceralraums, indem jederseits links und rechts von der Retropharyngealrinne die Hinterwand des Kiemendarms sich nach hinten zu bruchsackartig ausstülpt und den Darmtractus nach und nach umwächst.

Die medialen Wände dieser beiden Ausstülpungen des Kiemendarms fügen sich zur Bildung eines Septums aneinander, indem sie nur spärliches Bindegewebe zwischen sich einschliessen. Auf einer weiten Strecke weichen die beiden Epithelien des Septums auseinander, um das Pericard und wahrscheinlich auch den Oesophagus mit den sie umhüllenden Bindegewebsschichten aufzunehmen. So entsteht ventral das Pericardial-Septum oder Pericardial-Ligament, durch das der centrale Gefässapparat in seiner Lage festgehalten wird. Die beiden Perivisceralausstülpungen dehnen sich allmählich so weit nach hinten und nach

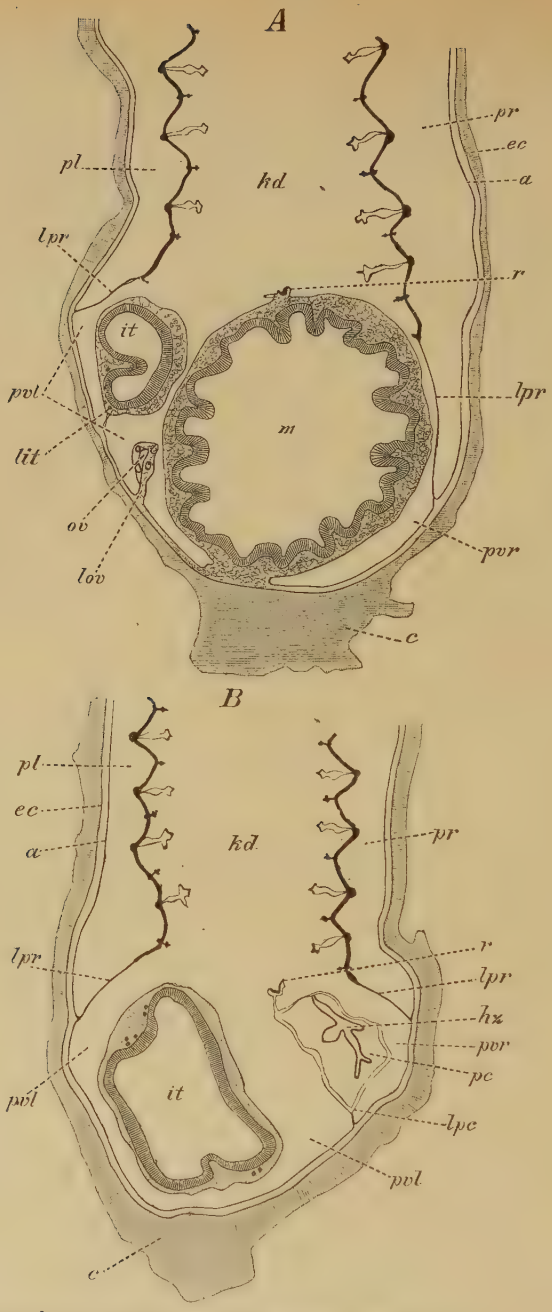


Fig. 128.

Zwei frontale Längsschnitte durch das Hinterende einer jungen *Ciona intestinalis*. (Nach Damas.)

a = Aeusseres Peribranchialepithel; *c* = Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *hz* = Herz; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *lit* = Ligament oder Septum des Intestinums *lov* = Ovarialligament; *lpc* = Pericardialseptum oder -Ligament; *lpr* = Peritonealseptum zwischen Peribranchial- und Perivisceralhöhle (lame péritonéale Roule's); *m* = Magen; *ov* = Ovarium; *pc* = Pericard; *pl* = linker, *pr* = rechter Peribranchialraum; *pvl* = linke, *pvr* = rechte Perivisceralhöhle; *r* = Retropharyngealrinne.

allen Seiten hin aus, dass sie die primäre Leibeshöhle zum grossen Theil verdrängen, mit ihren hinteren und peripheren Wandungen dem ektodermalen Hautepithel in ähnlicher Weise sich nähern, wie die äussere Peribranchialwand, und mit ihren vorderen Wänden den Hinterenden der Peribranchialräume sich dicht anlegen. Es werden demnach die im hinteren Körperabschnitt der *Ciona* gelegenen Eingeweide von dem Perivisceralepithel in einer ganz ähnlichen Weise umschlossen und umhüllt, wie es bei *Styelopsis* oder Botrylliden durch die hinteren Wandungen der Peribranchialräume geschieht, und die Perivisceralhöhle spielt eine ähnliche Rolle, wie hier die hinteren Abschnitte der Peribranchialräume (vgl. Textfiguren 119 und 120, p. 491 und 494). Die beiden Perivisceralausstülpungen sind sehr verschieden umfangreich. Die grössere, linke umgiebt fast das ganze Intestinum, die linke Seite des vorderen Darmtractus und des Pericards; die kleinere, rechte umschliesst den grösseren Theil des Pericards und die rechte Seite des vorderen Darmtractus (vgl. Textfig. 128). Wenn in älteren Stadien die Geschlechtsorgane sich entwickeln, werden auch sie vom Epithel des linken Perivisceralraums umwachsen. So entstehen ausser dem Pericardialseptum noch andere Ligamente oder septenähnliche Bildungen, die den Darmtractus und die Geschlechtsorgane tragen. In allen diesen Septen und in der Leibeswandung, zwischen den Perivisceralepithelien einerseits und dem Ektoderm oder dem Darmcanal, den Geschlechtsorganen und dem Pericard andererseits, bleiben im spärlichen Bindegewebe Lückenräume der primären Leibeshöhle bestehen, die wohl alle als Blutbahnen dienen und miteinander im Zusammenhang stehen.

Auch im ausgebildeten Thier erhalten sich die beiden Theile der Perivisceralhöhle getrennt, wenngleich es nicht ausgeschlossen ist, dass das Pericardialseptum an der einen oder anderen Stelle ausserhalb des Bereichs des Pericards, wo die medialen Wände der beiden Perivisceralhöhlen sich inniger aneinander legen, eine Perforation erhält. Dieses trennende Pericardialseptum (lame mésentérique péricardique Roule's) verläuft — entsprechend der ungleichen Ausdehnung der beiden Perivisceralhöhlen — nicht genau in der Medianebene, sondern schräg, in der Art, dass das Hinterende ziemlich auffallend weit nach rechts verschoben erscheint, während das Vorderende genau hinter dem medianen Retropharyngealbande seinen Ursprung nimmt. Es scheint, dass die Schrägstellung des Septums mit zunehmendem Alter des Thieres immer schärfer hervortritt (vgl. Textfig. 123 *A*, p. 517, Fig. 128 *B*). Das Septum besteht aus den beiden medialen platten Perivisceralepithelien und einer dünnen Zwischenschicht von Bindegewebe. In der weitaus umfangreichsten mittleren Region weichen die beiden Epithelien auseinander, und hier liegt, von wenig Bindegewebe umgeben, das Pericard und Herz. Im Bindegewebe verzweigen sich die aus dem Visceralgefäss entspringenden Herzgefässe (Fig. 7, 12, 13, Taf. XXIII). Besonders in ganz jungen Thieren fällt es auf, dass für das Herz im Septum hauptsächlich dadurch

Raum geschaffen wird, dass die Medialwand des rechten Perivisceralraums sich weit einbuchtet, während die des linken mehr straff gespannt erscheint (Texfigur 128 *B*).

Die oben geschilderte Entwickelung der Perivisceralhöhle erklärt es, dass jeder Theil selbstständig vorn in die Kiemendarmhöhle einmündet, und diese Verbindungen bleiben zeitlebens bestehen (Textfigur 123). Kupffer kannte diese Oeffnungen nicht, wohl aber glaubte er, dass an der Ventralseite eine kleine Perforation vorhanden sei, durch welche die Perivisceralhöhle mit dem „Wasserraum", d. i. die Peribranchialhöhle, communicire. Regelmässig bei starker Contraction des Thieres sollte auf diesem Wege Wasser in die Perivisceralhöhle hinein gelangen. Roule (1884) stellte eine derartige Verbindung zwischen Perivisceral- und Peribranchialhöhle mit Recht in Abrede, übersah aber freilich auch die beiden thatsächlich vorhandenen Oeffnungen in die Kiemendarmhöhle. Die Existenz dieser letzteren vermutheten zuerst Van Beneden und Julin (1886), indem sie von der jetzt als zutreffend erkannten Auffassung ausgingen, dass die Perivisceralhöhle der *Ciona* dem Epicard der *Clavelina* homolog sei und daher mit dem Kiemendarm im Zusammenhang stehen müsse. Um ihre Ansicht zu begründen, wiesen sie darauf hin, dass Kupffer am hinteren Ende des Kiemendarms rechts und links je eine grössere, von den Kiemenspalten verschiedene Oeffnung beobachtet hatte, die allerdings in die Peribranchialräume führen sollten; sie nahmen aber an, dass dies ein Irrthum sei, und dass diese beiden Spaltöffnungen in Wirklichkeit die Mündungen der Perivisceralhöhlen darstellen. Die Richtigkeit dieser Ansicht wurde durch Newstead und Damas dargethan.

Mit Ausnahme der beiden Oeffnungen in den Kiemendarm ist die Perivisceralhöhle nach vorn zu durch ein membranartiges Septum ganz abgeschlossen. Nicht unpassend hat Roule diese Bildung Peritoneallamelle (lame péritonéale) genannt; sie spannt sich zwischen den Peribranchialräumen und den beiden Perivisceralhöhlen als trennendes Septum aus (Textfig. 123, p. 517). Dieses Peritonealseptum besteht, wie schon Roule richtig erkannt hat, aus 3 Schichten. Vorn liegt das ektodermale flache Peribranchialepithel, hinten die dünne Perivisceralwand, dazwischen meist spärliches Bindegewebe, das Blutbahnen führt. Entsprechend der grossen Ausdehnung der Perivisceralhöhle und der hinteren Peribranchialwände, stellt das Peritonealseptum eine ziemlich umfangreiche, mehrfach gekrümmte, ein- und ausgebuchtete Scheidewand dar, die den ganzen hinteren Leibesabschnitt gegen den vorderen zu abschliesst. Durchsetzt wird das Septum auf der Dorsalseite von dem Enddarm und Oesophagus, den Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane und dem grossen Dorsalgefäss, ventral vom Hypobranchialgefäss. Doch bestehen an diesen Stellen keine Oeffnungen der Perivisceralhöhlen in die primäre Leibeshöhle, sondern mit Ausnahme der beiden ursprüng-

lichen Verbindungen mit der Kiemendarmhöhle ist die Perivisceralhöhle allseitig abgeschlossen.

So wie bei vielen Ascidien die Peribranchialepithelien die Eingeweide umhüllen und septenartige Bildungen erzeugen (siehe oben p. 490 u. folg.), thun das bei *Ciona* die Wände der Perivisceralhöhlen. Roule hat diese Septen und Ligamente als „véritables lames mésentériques" bezeichnet, und hierher gehören, abgesehen von dem primären, das Pericard umschliessenden Septum, an dessen Bildung beide Theile der Perivisceralhöhle sich betheiligen, nur Faltungen der linken Perivisceralwand. Solche Septen entwickeln sich besonders für die Geschlechtsorgane und für den Intestinaltractus als Ovarial- und Intestinalligamente.

In histologischer Beziehung stellen alle Wandungen der Perivisceralhöhle ein durchaus einschichtiges, sehr zartes, an vielen Stellen ganz plattes Epithel dar. Ich finde wie Damas, im Gegensatz zu Roule, dass die Plattenzellen bei Flächenansicht ziemlich regelmässig polygonal erscheinen und fast immer geradlinig aneinander stossen, ohne erheblichere Ein- und Ausbuchtungen zu zeigen.

Das Lumen der Perivisceralhöhlen ist mit Wasser erfüllt. Bei stärkeren Leibescontractionen erfolgt stets ein Austausch mit dem Athmungswasser des Kiemendarms. Da die beiden Spalten, die die Verbindung zwischen Kiemendarm- und Perivisceralhöhle herstellen, eine ansehnliche Grösse besitzen, können mit dem Wasser auch kleinere Organismen in den hinteren Hohlraum gelangen. Doch geschieht das nur seltener, denn die Einrichtungen des Kiemendarms sind derart, dass die zur Ernährung geeigneten, mit dem Athmungswasser in das Thier eintretenden festen Körper möglichst vollzählig dem Oesophagus zugeführt werden. Nach Roule finden sich auch Gewebszellen in der Perivisceralhöhle, die den Elementen in der Pericardialhöhle gleichen sollen und die wohl nur abgelöste Wandzellen sein könnten.

Die Perivisceralhöhle erhält dadurch noch eine besondere Bedeutung, dass ihre Wandung sich an der Bildung der Doppelgefässe betheiligt, die den hinteren Abschnitt des Cellulosemantels und die Haftzotten durchsetzen. Wie bereits oben (p. 553) erwähnt wurde, stülpt sich die Wand der linken Perivisceralhöhle in das vom Ektoderm umgrenzte Mantelgefäss in der Art ein, dass in diesem eine Scheidewand entsteht, die dem ganzen Gefässverlauf folgt und alle Gabelungen und Verzweigungen mitmacht. Die Scheidewand setzt sich, ihrer Genese entsprechend, aus zwei dicht miteinander verwachsenen Plattenepithelien zusammen, die zwischen sich kein Lumen mehr freilassen. Würden die beiden Lamellen auseinander weichen, so müsste der zwischen ihnen entstehende Raum als eine Fortsetzung der linken Perivisceralhöhle aufgefasst werden (Damas).

Die morphologische Bedeutung der Perivisceralhöhle der *Ciona* und die Homologie dieses Organs mit dem Epicard der übrigen Ascidien wird nach den gegebenen Ausführungen kaum zweifelhaft erscheinen.

Es ist das Verdienst von Van Beneden und Julin, zuerst diesen Vergleich in scharfsinniger Weise gezogen zu haben, indem sie die Angaben früherer Autoren in selbstständiger Art umdeuteten. Die Beobachtungen Newstead's und Damas' bestätigten diese Auffassung der belgischen Autoren und erwiesen es, dass die Perivisceralhöhle in keiner Weise auf die primäre Leibeshöhle oder das Blastocöl bezogen werden kann. Die Homologie der Perivisceralhöhle und des Epicards schliesst natürlich nicht aus, dass gewisse Verschiedenheiten zwischen beiden Gebilden bestehen. Die Wandungen der Perivisceralhöhle der *Ciona* treten zu den Eingeweiden in viel innigere Beziehung, als das Epicard der stockbildenden Ascidien. Sie umhüllen, wie wir gesehen haben, ganz nach Art eines peritonealen Blattes den Verdauungstractus, das Pericard und die Geschlechtsorgane, während das Epicard ganz selbstständig und unabhängig neben diesen Organen hinzieht und höchstens an das Pericard sich etwas inniger anlegt.

Die Homologie von Epicard und Perivisceralhöhle ergiebt auch ohne Weiteres, dass, wie oben (p. 553) schon angedeutet worden ist, die Mantelgefässe und Haftzotten der *Ciona* mit den Stolonen der socialen Ascidien*) zu vergleichen sind. Allerdings darf eine wesentliche Verschiedenheit im physiologischen Verhalten dieser Stolonen und Mantelgefässe nicht übersehen werden; sie besteht darin, dass aus und an den ersteren durch Knospung neue Individuen entstehen, während an den Mantelgefässen der *Ciona* niemals Andeutungen davon zu bemerken sind, dass hier Knospen sich bilden könnten.

Diese Verschiedenheiten im Verhalten der Perivisceralhöhlen und Mantelgefässe der *Ciona* einerseits und des Epicards und der Stolonen der Clavelinen andererseits legen die Frage nahe, welche Verhältnisse wohl als ursprünglichere, phylogenetisch ältere zu betrachten sein möchten. Newstead hält *Ciona* für eine stark modificirte Form und leitet daher die Perivisceralhöhle von einer epicardähnlichen Bildung, wie sie sich bei *Clavelina* findet, ab. Der Mangel einer Perivisceralhöhle bei den übrigen Monascidien gilt ihm als ein ursprünglicher, und er glaubt daher nicht an eine Vorfahrenform mit wohl ausgebildeter Perivisceralhöhle, die später erst sich rückgebildet hätte. Ganz anders beurtheilt Damas die Perivisceralhöhle der *Ciona*, denn er fasst sie als eine ursprüngliche Bildung auf, auf die das Epicard der stockbildenden oder knospenden Ascidien zurückzuführen sei. Da die Knospung erst nachträglich bei verschiedenen Formen innerhalb des Tunicatentypus entstanden sei, erscheine es am wahrscheinlichsten, dass die physiologische Bedeutung der am hinteren Kiemendarmende auftretenden Epicardausstülpungen ursprünglich lediglich eine respiratorische gewesen sei, wie ja auch bei

*) Dabei wird allerdings vorausgesetzt, dass — wie Van Beneden und Julin wahrscheinlich aber mit Unrecht behaupten — das Stolonentoderm von dem Epicard der Larvenform aus entsteht.

Ciona in der That Wasser aus dem Kiemendarm in die Perivisceralhöhle übertritt. Die Bedeutung des Epicards als entodermbildendes Knospungsorgan sei erst eine secundäre; sie findet sich übrigens schon bei *Ciona* dadurch angedeutet, dass aus dem hinteren Theil der linken Perivisceralwand die in die Mantelgefässe übertretende Scheidewand entspringt, die dem Stoloentoderm zu vergleichen ist. Bei den knospenbildenden Ascidien verliert allmählich das Epicard seine respiratorische Bedeutung, und es kommt als Organ der ungeschlechtlichen Fortpflanzung füglich allein in Frage. Eine Uebergangs- und Zwischenform von der Perivisceralhöhle der *Ciona* zum Epicard der *Clavelina* repräsentire z. B. die Gattung *Rhopalaea*, bei der es übrigens nach Lahille (1890) immerhin noch ungewiss zu sein scheint, ob nicht vielleicht auch Knospenvermehrung vorkommt.

Im Gegensatz zu Damas hat sich Julin (1899) im Wesentlichen der Anschauungsweise Newstead's angeschlossen; denn so wie dieser fasst er die Perivisceralhöhle der *Ciona* als eine secundär modificirte, stark erweiterte Epicardbildung auf, wie sie bei *Clavelina* vorkommt. Die ursprüngliche Bedeutung der Epicardausstülpungen sieht er darin, dass ein Organ geschaffen erscheint, das bei der Bildung der Knospen eine wichtige Rolle spielt. Während sich bei *Ciona* dieses Knospungsorgan zur Perivisceralhöhle umgestaltet, schwindet es bei einer Reihe anderer Monascidien im ausgebildeten Thier allmählich vollkommen, um nur auf embryonalen Stadien noch mehr oder minder deutlich sichtbar zu sein (*Styelopsis grossularia*, *Lithonephria eugyranda*).

Dass die Perivisceralhöhle in der Form, wie sie sich bei *Ciona* findet, mit ihren so ausserordentlich reich gefalteten Wandungen und complicirten Septenbildungen eine durchaus ursprüngliche Bildung darstellen möchte, kann auch ich nicht annehmen. Es scheint vielmehr naturgemässer, von einer ähnlichen Epicardform auszugehen, wie sie sich etwa bei *Rhopalaea* findet, einer Bildung, die noch weniger umfangreich ist, und die, wenn die Oeffnungen in den Kiemendarm zeitlebens bestehen blieben, sehr wohl geeignet wäre, eine gewisse respiratorische Bedeutung zu erfüllen und frisches Athmungswasser in den hinteren Körperabschnitt, in die Nähe der Eingeweide zu führen. Es lässt sich sehr leicht verstehen, dass aus derartigen Epicardialsäcken allmählich die alle hinteren Eingeweide umhüllende Perivisceralhöhle entstanden ist, während bei *Botryllus* und vielen anderen, denen ein Epicard fehlt, die hinteren Peribranchialabschnitte den Verdauungstractus in einer ähnlichen Weise umgeben. Ob freilich gerade die Gattung *Rhopalaea* selbst als Stammform für die *Ciona* zu betrachten ist, erscheint, wie bereits oben (p. 568) angedeutet worden ist, ziemlich unsicher. Noch dunkel und ganz unaufgeklärt aber ist es, wie die epicardialen Fortsätze des Kiemendarms zu dem wichtigen Knospungsorgan werden konnten, aus dem nicht nur der Kiemendarm und der Verdauungstractus, sondern auch die Peribranchialräume und das Nervensystem weiterhin entstehen.

XI. Das Bindegewebe und die Muskulatur.

Ein wichtiger Unterschied der Organisation der Ascidien gegenüber dem Bau der Appendicularien besteht in der Ausbildung eines wohl entwickelten, reich differenzirten Mesenchymgewebes, das die umfangreiche primäre Leibeshöhle so ausfüllt, dass von dieser nur noch die Blutbahnen bestehen bleiben. Entwickelungsgeschichtlich stammen alle Mesodermzellen aus dem inneren der beiden primären Keimblätter ab, und die gleiche Herkunft besitzen die Blutzellen, die wir bereits als eine besondere Art Mesenchymzellen oben kennen gelernt haben, und die in den folgenden Kapiteln zu behandelnden Excretions- und Geschlechtszellen. Auf frühen Embryonalstadien ist bislang ein Unterschied zwischen den Mesenchymzellen, die im entwickelten Thier so verschiedene Organe und Gewebe bilden sollen, nicht nachgewiesen worden, und erst später erfolgt eine Differenzirung der an bestimmten Stellen liegenden Elemente nach dieser oder jener Richtung hin.

Die zahlreichen Mesenchymzellen, die weder in der Blutflüssigkeit frei beweglich bleiben, noch zur Bildung der Geschlechts- und Excretionsorgane aufgebraucht werden, differenziren sich nach zwei verschiedenen Richtungen hin. Einmal stellen sie eine die primäre Leibeshöhle erfüllende Bindegewebsmasse dar, in die alle inneren Organe eingebettet erscheinen, und zweitens werden sie zu Muskelfaserzellen, die zur Bildung in ganz bestimmten Richtungen verlaufender Muskelstränge und Muskellagen zusammentreten.

1. Das Bindegewebe.

Bei den Appendicularien fanden wir die primäre Leibeshöhle lediglich von einer zellenfreien Gallertmasse erfüllt, die zumeist eine bestimmte faserige Structur erkennen liess; bei den Ascidien treten ausnahmslos in dieser gallertartigen Füllmasse Zellen in mehr oder minder reicher Zahl auf, und damit erscheint ein typisches Bindegewebe gewonnen, das als ein echtes Füllgewebe die primäre Leibeshöhle mit Ausnahme der Blutbahnen durchsetzt und die inneren Organe in ihren Lagen festhält. In diesem Bindegewebe haben wir demnach zu unterscheiden erstlich die zelligen Elemente und zweitens die gallertartige Grund- oder Zwischensubstanz. Ueberdies treten bei mehreren Arten und Gattungen im Bindegewebe eigenartige Bildungen ähnlicher Art auf, wie sie auch im äusseren Cellulosemantel angetroffen werden, nämlich Spicula einer kalkhaltigen Substanz.

a. Die Bindegewebszellen.

Im Allgemeinen zeigen die in der primären Leibeshöhle liegenden Bindegewebszellen die gleichen Mannigfaltigkeiten im Bau und in der Gestalt, wie die Mantelzellen, und es erklärt sich diese Uebereinstimmung zur Genüge daraus, dass die im Cellulosemantel ruhenden Elemente

ausgewanderte Mesenchymzellen sind. Andererseits besteht zwischen bestimmten Bindegewebszellen und Blutzellen eine vollkommene Uebereinstimmung, bis auf den einen Unterschied, dass die letzteren frei in der Blutflüssigkeit flottiren, die ersteren aber in der Gallerte oder Zwischensubstanz stecken und in dieser höchstens amöboide Bewegungen ausführen können, wenn sie nicht vollständig unbeweglich geworden sind. Es ist oben (p. 554) schon betont worden, dass Blutzellen in Bindegewebszellen übergehen können, indem sie sich an den Sinuswandungen festsetzen, und dass häufig eine Entscheidung darüber, welcher Kategorie von Zellen ein bestimmtes Element zuzurechnen sei, sich nicht geben lässt, weil bereits fixirte Zellen in frei flottirende sich zurückverwandeln können.

Die Gestalt der Bindegewebszellen bietet sehr grosse Verschiedenheiten. So wie unter den Mantelzellen, sind auch hier die Elemente als die ursprünglichsten anzusehen, die keine ganz feste Gestalt besitzen, sondern amöboide Formveränderungen ausführen. Solche amöboide Mesenchymzellen sind es, die zum Theil das Ektoderm durchwandern und in den Cellulosemantel eintreten, während andere ihre Beweglichkeit verlieren und schliesslich zu bestimmt und unveränderlich geformten Bindegewebszellen werden. Unter diesen letzteren wird man im Allgemeinen vier verschiedene Formtypen unterscheiden dürfen. Doch handelt es sich hierbei nicht um ausnahmslos scharf voneinander abgegrenzte Zellarten, vielmehr sind sie alle durch Zwischenformen continuirlich miteinander verbunden, und auch ein und dieselbe Zelle kann zu verschiedenen Zeiten die eine oder die andere Gestalt darbieten.

Erstlich beobachtet man rundliche Zellen, wie sie besonders häufig unmittelbar nach erfolgter Zweitheilung angetroffen werden und zumeist auch in den Blutbahnen sich finden. Volle Kugelgestalt kommt nur selten vor, dagegen sind länglichrunde, eiähnliche Zellen häufig zu sehen. Am verbreitetsten sind die spindelförmigen und die sternförmigen Bindegewebszellen, die man in allen möglichen Gestalten oft sogar in einem Thiere nebeneinander findet. Die lang ausgezogenen Fortsätze der Spindel- und Sternzellen können stellenweise miteinander in Verbindung treten, so dass ein die Zwischensubstanz durchsetzendes feineres oder engeres protoplasmatisches Netz- und Gerüstwerk entsteht, in dessen Knotenpuncten die Hauptmassen der Zellkörper liegen. Eine vierte Gruppe endlich bilden die birnförmigen Zellen, deren stielartige Fortsätze oft weit in die Zwischensubstanz hineinreichen und mit feinen Enden sich in dieser allmählich verlieren. Oft dürfte diese Gestalt nur vorübergehend von solchen Zellen angenommen worden sein, die in spindel- oder sternförmige sich zu verwandeln im Begriffe stehen (vgl. über die verschiedenen Mesenchymzellen besonders die Abbildungen auf Tafel XXIII u. XXV).

So wie die Gestalt zeigt auch der feinere Bau der Bindegewebszellen erhebliche Verschiedenheiten. Die Zellkerne bieten keine Besonderheiten, die hier erwähnt werden müssten; ziemlich häufig sieht man sie

in Theilung begriffen. Auffallend sind dagegen die Unterschiede im Zellkörper. Am häufigsten erscheint dieser gleichartig, feiner oder gröber gekörnt, ohne besondere Einlagerungen. Oft aber fallen auch Einschlüsse aller Art auf, deren Bedeutung nicht immer leicht zu erkennen ist. Unter diesen bemerkt man nicht selten Vacuolen, die in einfacher oder mehrfacher Zahl und wechselnder Grösse auftreten. Diese Vacuolenzellen gleichen durchaus gewissen Mantelzellen, die wir bereits oben (p. 223) kennen gelernt haben, und die zum Theil als Jugendformen der Hohl- oder Blasenzellen aufzufassen sind. Vacuolisirte Mesenchymzellen kann man zuweilen auf der Wanderung in den Cellulosemantel hinein begriffen sehen (Textfig. 39, p. 222). Grosse typische Blasenzellen, wie sie z. B. im Mantel der *Phallusia* vorkommen, habe ich im Bindegewebe nicht bemerkt. Sehr häufig kommen Mesenchymzellen vor, die mit Reservestoffen beladen sind, und auch diese Elemente können in den Cellulosemantel auswandern. Die Herkunft der Reservestoffe ist eine ebenso verschiedene wie in den Mantelzellen (p. 226). In voll entwickelten alten Thieren dürften wohl in der Regel die vom embryonalen Dottermaterial des Eies abstammenden Reservekörner bereits verbraucht sein, und zum grössten Theil vielleicht auch die aus der Rückbildung des larvalen Ruderschwanzes und anderer Larvenorgane resultirenden Substanzen, die alle von Mesenchymzellen aufgenommen und in diesen aufgespeichert werden. Die phagocytäre Thätigkeit vieler Mesenchymzellen bleibt aber zeitlebens bestehen, und damit ist eine ständige Quelle gegeben, die für das Auftreten gewisser körniger Einschlüsse in den Zellen sorgt. Dazu kommt, dass nach Krukenberg's oben (p. 556 und 562) mitgetheilter Auffassung die Nährstoffe nicht in flüssiger Form im Blutplasma, sondern vornehmlich in den Zellen des Blutes abgelagert und von diesen auf die betreffenden Organe und Gewebe übertragen werden. Häufig enthalten die Mesenchymzellen Fettstoffe, deren Herkunft die gleiche sein dürfte wie in den Mantelzellen (s. oben p. 227).

So wie im Mantel und in den Blutbahnen finden sich auch im Bindegewebe Pigmentzellen vor. Sie gleichen, so weit ich sehe, durchaus denen des Blutes und sind nur selten im Farbenton von den pigmentirten Mantelzellen verschieden (*Ascidia fumigata*, p. 225). Wohl zu unterscheiden von den wahren Pigmentzellen sind die parasitären Algen, die so wie die verschiedensten anderen Gewebe auch das Bindegewebe, und zwar manchmal in sehr grosser Zahl (*Phallusia mammillata*), durchsetzen. Diese Zoochlorellen ruhen nicht nur in den Zellen, sondern auch in der Zwischensubstanz des Mesenchymgewebes.

Die Vertheilung und Anordnung der Bindegewebszellen ist durchaus nicht immer an allen Stellen in einem Thiere eine gleichmässige. Ohne dass sich eine allgemeiner gültige Gesetzmässigkeit erkennen liesse, sieht man da und dort im Bindegewebe die zelligen Elemente dichter nebeneinander gelagert oder in spärlicherer Zahl; zuweilen

erfüllt über kleinere Strecken hin nur eine gallertartige Substanz die primäre Leibeshöhle, ohne dass in ihr überhaupt Zellen sich fänden, während an anderen Stellen die Mesodermelemente zu grösseren Gruppen oder Haufen zusammentreten. Es lässt sich aus den Angaben der Autoren und den Abbildungen oft nicht entnehmen, ob diese Zellgruppen aus fixirten Bindegewebselementen sich zusammensetzen oder nur solche Ansammlungen von Blutzellen darstellen, die oben (p. 555) bereits erwähnt wurden.

Aufgefallen sind bereits mehrfach bei manchen Botrylliden seitlich vom Kiemendarm und zwar noch vor den Kiemenspalten gelegene paarige Zellhaufen. Bei *Polycyclus Jefreysi* scheinen die Zellen ziemlich stark pigmentirt zu sein (Herdman). Es gleichen diese Zellgruppen in hohem Masse bestimmten Gebilden der Pyrosomen, die allgemein als Leuchtorgane gedeutet werden; bei den Botrylliden scheinen sie aber allerdings eine ähnliche Bedeutung nicht zu besitzen.

Bei *Styela armata* beobachteten Lacaze-Duthiers und Delage (1892) im Bindegewebe der Leibeswand sehr merkwürdige, dieser Art eigenthümliche, rundliche Zellansammlungen, die einen Durchmesser von ungefähr 0,15 mm haben und durch eine dunkle Färbung schon dem unbewaffneten Auge auffallen. Die Organe liegen in besonderen Höhlungen der Leibeswand und bestehen aus einer centralen Partie, in der sich unschwer dicht gedrängte, braune Zellen mit ihren Kernen erkennen lassen, und einer peripheren Schicht, die wahrscheinlich aus degenerirten Zellen hervorgegangen ist und rundliche Körper von Kerngrösse und glänzende fettige Körner enthält. Die Verfasser glauben, dass jede solche Perlbildung von Zellen ausgegangen ist, die aus dem Ektodermepithel ausgewandert sind. Die Gebilde bedürfen wohl noch einer näheren Untersuchung.

In der Umgebung des Darmtractus ordnen sich häufig zahlreiche Mesenchymzellen zu einem platten Epithel an, das zuweilen als eine fast ganz geschlossene Schicht den Verdauungscanal, wenn auch wohl niemals vollständig, so doch oft über weite Strecken umhüllt und wie ein epitheliales Darmfaserblatt erscheint. Bei der Conservirung hebt sich dieses Endothel leicht vom Darm ab, so dass es von diesem durch grössere oder engere Zwischenräume getrennt wird. Doch finden sich auch in einiger Entfernung vom Intestinum frei in der Leibeshöhle hin und wieder Mesenchymzellen zu endothelialen Platten angeordnet. Sehr oft umhüllt ein solches Endothel die am Intestinum sich ausbreitenden Verzweigungen der darmumspinnenden Drüse (vgl. 2 u. 3, Tafel VIII).

b. Die Zwischensubstanz.

Während die gallertartige Substanz, die bei den Appendicularien die primäre Leibeshöhle erfüllt, von einem oder beiden primären Keimblättern ausgeschieden wird, dürfte die Zwischensubstanz im Binde-

gewebe der Ascidien ganz oder doch zum grössten Theil von den Mesenchymzellen aus gebildet werden. Sie hat daher, wie es in einem typischen Bindegewebe der Fall ist, durchaus den Werth und die Bedeutung einer Intercellularsubstanz.

Die Zwischensubstanz besitzt fast immer nur eine sehr geringe Consistenz. Häufig gleicht sie einer weichen, selten einer zäheren, resistenteren Gallerte. In sehr vielen Fällen ist sie an vielen Stellen fast nur dickflüssig, im landläufigen Sinne des Ausdrucks, zu nennen, und dann erscheinen auch die Blutbahnen nicht immer an allen Orten als scharf umwandete Röhren und Lacunen. Werden die Blutgefässe solcher Thiere unter starkem Druck injicirt, so sieht man, worauf bereits oben (p. 549) aufmerksam gemacht wurde, ihre Conturen immer mehr verschwimmen und ineinander fliessen, weil die Injectionsmasse nicht nur die Lumina der Gefässe erfüllt, sondern auch leicht in die Intercellularsubstanz des umgebenden Bindegewebes eindringt und diese färbt. Die Zwischensubstanz ist stets viel weicher als die Grundsubstanz des Cellulosemantels, und es ist mir nicht bekannt geworden, dass sie jemals, so wie diese, eine feste, fast knorpelartige Beschaffenheit annehmen könnte, wenngleich die eingelagerten Spicula dem gesammten Bindegewebe eine ziemlich ansehnliche Festigkeit verleihen können.

Die Structur der Zwischensubstanz zeigt mancherlei Verschiedenheiten. Vollkommen homogen und glasartig durchsichtig dürfte die Masse wohl kaum jemals erscheinen. Auch wenn sie zähflüssig ist, finden sich in ihr immer, mehr oder minder spärlich, feinere oder gröbere Körnchen und Fäserchen. Diese sind gewöhnlich in reicherer Zahl vorhanden, wenn die Grundsubstanz eine zähere, gelatinöse Masse darstellt. Wie echte Bindegewebsfibrillen zeigen die Fasern alle möglichen Unterschiede in ihrer Dicke, Länge, in ihrer Anordnung und im Verlauf. In zahlreichen Abbildungen, namentlich auf Taf. XXIII u. XXV, sind Bindegewebsfasern zu sehen. Dass hin und wieder die Fasern zahlreicher auftreten und sich dann gelegentlich durchflechten, kommt vor. So dicht verfilzte Fasermassen und abwechselnde Schichtenlagen, wie sie bei mehreren Formen im Cellulosemantel nachgewiesen worden sind, wurden aber bisher im Bindegewebe der primären Leibeshöhle nie beobachtet.

c. Die Spicula.

So wie in der Grundsubstanz des Cellulosemantels finden sich auch in der Zwischensubstanz des Bindegewebes verschieden geformte feste Einlagerungen: die Spicula. Bei der hohen Uebereinstimmung der Mantel- und Bindegewebszellen kann es nicht auffallend erscheinen, wenn auch die Mesenchymzellen in der Leibeshöhle Spicula bilden. Jedoch scheinen diese im Bindegewebe viel seltener vorzukommen als im Cellulosemantel, denn während überall da, wo Spicula im Mesenchym

liegen, auch Mantelspicula nachgewiesen wurden*), kennt man zahlreiche Arten, bei denen nur diese letzteren, nicht aber Bindegewebsspicula beobachtet wurden. Doch dürften diese häufig übersehen oder auch in den Beschreibungen stillschweigend übergangen worden sein. So habe ich z. B. bei *Didemnum*- und *Leptoclinum*-Arten kleine Spicula im Bindegewebe gesehen; da die Beobachtung aber an vor längerer Zeit ausgeführten Schnittserien gemacht wurde, bin ich nicht gewiss, ob es sich nicht vielleicht um kalkige Einlagerungen handelte, die beim Schneiden durch den Zug des Messers aus dem Mantel in das Bindegewebe hinübergeführt worden waren.

An Mannigfaltigkeit der Gestalt stehen die Bindegewebsspicula hinter denen des Cellulosemantels weit zurück. Von den oben (p. 231 fg.) beschriebenen Typen fehlen z. B. bisher die scheiben- und hantelförmigen; und auch die sternförmigen Einlagerungen sind stets ziemlich einfach gestaltet und zeigen nicht den Formenreichthum der Mantelspicula.

Im einfachsten Fall sind die Spicula winzige cylindrische oder spindelförmige Kalkstäbchen, die namentlich in der Leibeswand in grösserer Zahl angesammelt erscheinen (bei mehreren *Culcolus* neben complicirteren Spiculis gelegen). Für *Polycarpa minuta* zeichnet sie Herdman (1882) selbst bei starker Vergrösserung ($^{950}/_{1}$) ganz glatt und homogen, erwähnt aber allerdings im Text, dass sie den Mantelspiculis der *Rhabdocynthia complanata*, die als kratzborstenförmig beschrieben und abgebildet werden, ähnlich seien. Solchen borstenwurmähnlichen Spiculis, wie sie sehr häufig im Cellulosemantel vorkommen, begegnet man auch im Bindegewebe. Die Stäbchen können geradegestreckt oder auch mehr oder minder stark gekrümmt sein; sie sind entweder an allen Stellen gleich dick und nur an beiden Enden etwas zugespitzt (*Microcosmus Julinii*, Textfig. 129 *a* u. *b*), oder an einem Ende keulenförmig verdickt (*Rhabdocynthia complanata*, Textfig. 129 *c*). Die Borsten und Stacheln, die den Stab besetzen, stehen wohl nur selten vollkommen regellos, zumeist lassen sich mehr oder minder scharf voneinander abgegrenzte Querringe unterscheiden, in denen sie angeordnet sind (Textfig. 129 *a*—*e*).

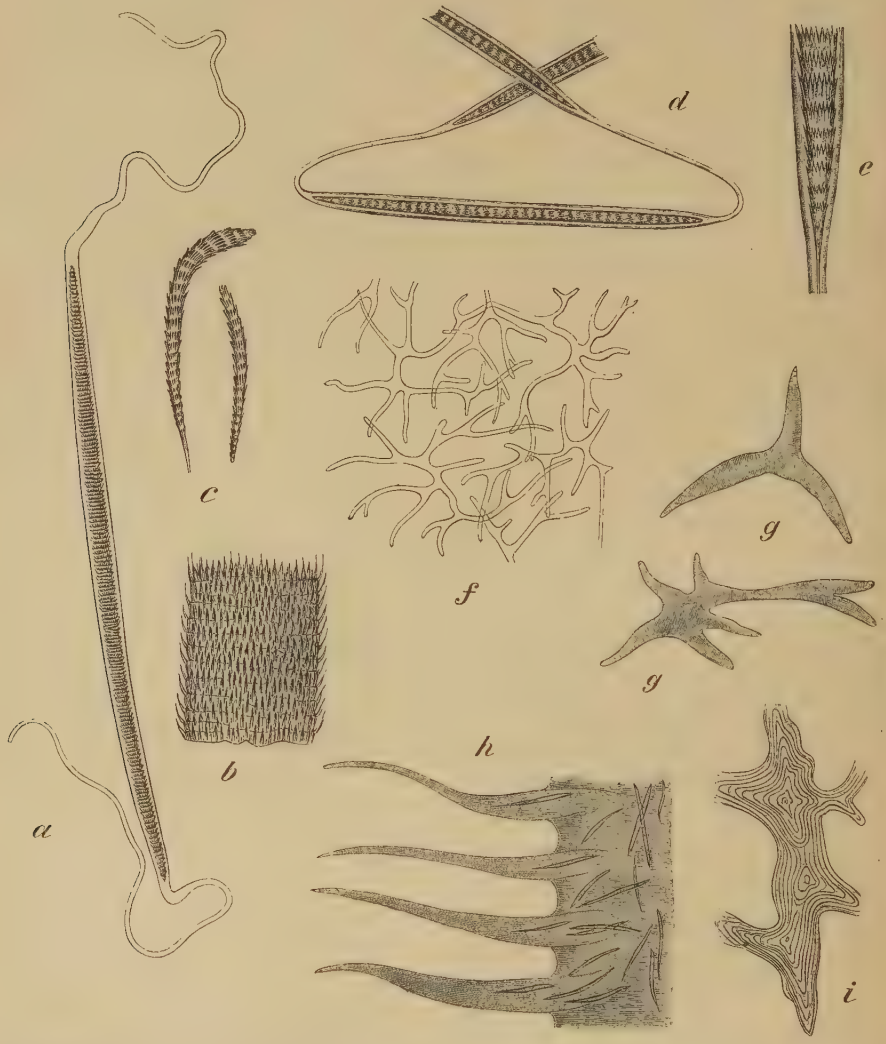
Sehr merkwürdig und noch nicht befriedigend aufgeklärt ist das Verhalten dieser langen stabförmigen Spicula zum umgebenden Bindegewebe. Vielfach liegen nämlich die Spicula nicht frei in der Zwischensubstanz des Bindegewebes, sondern sie erscheinen von besonderen Bindegewebsscheiden umhüllt, die häufig als lange Röhren in Bogen- oder

*) Mir ist als Ausnahme nur *Bathyoncus discoideus* bekannt, bei dem Herdman (1886) in den Kiemen sehr zarte Spicula in geringer Zahl antraf, während er sie im Cellulosemantel nicht bemerkt zu haben scheint und daher nicht erwähnt. Den beiden nächst verwandten Formen *B. mirabilis* und *B. minutus* scheinen die Spicula vollkommen zu fehlen.

Zickzacklinien hinziehen und zwei oder auch mehrere hintereinander gelegene Spicula einschliessen (Textfig. 129 *a*, *d*, *e*).

Einen zweiten Typus repräsentiren die verzweigten Bindegewebsspicula. Im einfachsten Fall beobachtet man nur mehr oder

Fig. 129.



Verschiedene Spicula aus dem Bindegewebe. *a* = Von *Microcosmus Julinii*. $^{85}/_{1}$. *b* = Stärker vergrösserter Theil. $^{450}/_{1}$. *c* = Zwei Spicula aus dem Bindegewebe der Kieme von *Rhabdocynthia complanata*. $^{330}/_{1}$. *d* = Spicula aus der Leibeswand von derselben Species. $^{330}/_{1}$. *e* = Endstück eines Spiculums, stärker vergrössert. $^{750}/_{1}$. *f* = Spicula aus der Leibeswand von *Culeolus Murrayi*. $^{50}/_{1}$. *g* = Zwei Spicula aus der Leibeswand von *Rhabdocynthia sacciformis*. $^{275}/_{1}$. *h* = Von Spiculis durchsetzte Dorsalfalte der *Rhabdocynthia pallida*. $^{50}/_{1}$. *i* = Stück aus einem verzweigten Spiculum von *Culeolus Murrayi*. $^{750}/_{1}$.
Fig. *a*, *b*, *g* nach Drasche, die anderen nach Herdman.

minder unregelmässige Dreistrahler, oder es treten zahlreichere Fortsätze auf, die sich zum Theil an ihren Enden gabelig spalten können (*Rhabdocynthia sacciformis*, Textfig. 129 *g*). Bei fast allen Arten der Gattung *Culeolus* finden sich neben einfacher gestalteten, oft nur einfach spindelförmigen Spiculis andere, die ansehnlich lange, oft mehrfach gegabelte oder verzweigte Fortsätze besitzen.

Wenn zahlreichere Aeste auftreten, liegen sie meist nicht mehr alle in einer Ebene; aber auch bei einfacheren Verzweigungen ist das oft ebenfalls der Fall (Textfig. 129 *f*). Bemerkenswerth sind die Angaben Herdman's über die feinere Textur dieser verzweigten Spicula. Häufig lässt sich nämlich eine unregelmässige, concentrische Schichtung um Mittelpuncte beobachten, die dort liegen, wo Verzweigungen auftreten (Textfig. 129 *i*). Ueberdies soll aber die Axe vieler, vielleicht aller Spicula hohl sein, und dieser Canal, der sich in die einzelnen Nebenäste fortsetzt, fülle sich, wenn die Kalkstäbe brechen, mit Luft oder Flüssigkeit (Herdman).

Die Formen der in einem Thier vorkommenden Bindegewebsspicula sind oft erheblich verschieden. Da, wo reich verzweigte Kalkbildungen angetroffen werden, fehlen auch nicht einfacher gegabelte und selbst einfach spindelförmige, denn diese letzteren sind als jüngere Stadien der ersteren aufzufassen und dürften während der ganzen Lebenszeit des Thieres vereinzelt immerfort sich bilden (*Culeolus Murrayi*). Zuweilen treten neben den oben beschriebenen gerade und lang gestreckten, borstenwurmähnlichen Spiculis, die in besonderen Bindegewebsscheiden sitzen, kleinere, gekrümmte, mitunter keulenförmig verdickte auf, die frei in der Intercellularsubstanz ruhen. Bei *Rhabdocynthia complanata* kommt die erstere Form vornehmlich in der Leibeswand, die letztere in den Kiemen vor (Textfig. 129 *c* u. *d*). Auch bei *Boltenia pachydermatina* sitzen in der Leibeswand geradegestreckte oder gebogene spindelförmige Spicula, in der Kieme zumeist verzweigte, wie sie gewöhnlich bei *Culeolus* vorkommen.

Auch mit den Spiculis des Cellulosemantels stimmen die im Bindegewebe nicht immer überein, wenn das auch zumeist der Fall ist. Recht auffallend ist der Unterschied bei *Microcosmus Julinii*. Im Bindegewebe liegen innerhalb der Scheiden die langen, an beiden Enden zugespitzten, bestachelten Stäbe (Textfig. 129 *a* u. *b*), im Cellulosemantel dagegen die an einem Ende geknöpften, wie es scheint stets kürzeren, aber dickeren (Fig. 13, Taf. XIV). Ebenso kommen bei *Cynthia* (*Rhabdocynthia*) *cataphracta* nach Herdman (1899) sehr verschieden geformte Kalkbildungen vor, denn im Mantel sind sie kugelig oder sternförmig, im Bindegewebe des Egestionssiphos spindelförmig oder unregelmässig dreistrahlig. Bei *Boltenia pachydermatina* fanden Drasche im Cellulosemantel hantelförmige Spicula (Fig. 8, Taf. XIV), Herdman im Bindegewebe spindelförmige und verzweigte.

Ueber die Grösse der Spicula findet man bei den Autoren nur sehr wenige positive Angaben. Doch lassen sich wenigstens annäherungsweise Zahlen aus den Abbildungen berechnen. Für *Culeolus Murrayi*, der besonders grosse Spicula besitzt, giebt Herdman 0,5 mm als grösste Länge an, während sich aus seinen Abbildungen (Textfig. 129 *f*) eine etwas bedeutendere Dimension ergeben würde. Bei *Microcosmus Julinii* scheinen einzelne Spicula fast 1 mm lang zu werden. Zumeist beträgt die Grösse etwa 0,1 mm oder noch etwas weniger; für *Polycarpa minuta* ergiebt sich aus Herdman's Zeichnung die geringe Länge von nur 3 μ. Da in einem Thiere zumeist alle Entwickelungsstadien der Spicula nebeneinander vorkommen, liegen dicht neben den ganz grossen Stäben auch winzig kleine.

Die Spicula sitzen überall im Bindegewebe; besonders häufig in der Leibeswand, neben dem Endostyl und in und an den grossen Blutbahnen des Kiemendarms. Wie oben angedeutet wurde, unterscheiden sich zuweilen die an den verschiedenen Stellen in der primären Leibeshöhle vorkommenden Kalkeinlagerungen in ihrer Gestalt ziemlich erheblich voneinander. An manchen Stellen liegen sie so dicht nebeneinander, dass sie dem sonst äusserst weichen Bindegewebe eine bedeutende Festigkeit verleihen und namentlich die Blutbahnen stützen und klaffend erhalten.

Der Chemismus der Bindegewebsspicula ist bisher eingehender nicht untersucht worden. Uebereinstimmend lauten die Angaben nur dahin, dass die Substanz eine kalkige sei. Herdman nennt sie bei *Culeolus Murrayi* direct: kohlensauren Kalk. So wie in den Mantelspiculis dürfte auch hier noch eine organische Grundsubstanz vorhanden sein, denn schwerlich werden diese Gebilde nur einfache krystallinische Körper einer kalkigen Substanz darstellen.

Die systematische Bedeutung der Spicula wird nach diesen mitgetheilten Thatsachen nicht gerade hoch anzuschlagen sein. Mit Recht ist auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens der Spicula vielleicht nur die Gattung *Rhabdocynthia* von *Cynthia* abgetrennt worden. Zuerst hat Lahille (1887) die mit Bindegewebsspiculis in den Kiemen ausgestatteten *Cynthia* als eine neue Gattung *Herdmania* zusammengefasst, ohne allerdings eine weitere, genauere Diagnose zu geben. Erst Herdman (1891) hat wohl die gleiche Cynthiengruppe unter dem Namen *Rhabdocynthia*, der gegenwärtig allgemein üblich ist, schärfer definirt und unter namentlicher Anführung aller zu ihr gehörenden Arten im System zwischen *Microcosmus* und *Cynthia* eingeordnet. Auch die Gattung *Diplosomoides* hat Herdman (1886) wohl nur auf das eine Merkmal hin von *Diplosoma* abgetrennt, dass im Cellulosemantel Spicula auftreten, die letzterem fehlen. Ganz neuerdings hat Van Name (1902) die neue Gattung *Echinoclinum* aufgestellt, die, so viel ich sehe, sich nur durch eigenartige, tetraëderförmige Spicula von *Diplosomoides* unterscheidet. Ob dieses Verfahren gerechtfertigt ist, scheint mir sehr fraglich. Vergleicht man, was ich oben über die Verschiedenheit der Spicula im Binde-

gewebe und früher (p. 233) über die im Cellulosemantel erwähnt habe, so wird man im Allgemeinen der Aufstellung einer neuen Gattung lediglich auf Besonderheiten der Spicula hin sich zurückhaltend zu zeigen geneigt sein müssen. Nicht nur, dass sehr verschiedene Kalkbildungen in einem Thiere nebeneinander vorkommen, so finden sich auch bei verschiedenen Species einer Gattung sehr abweichend geformte Spicula, oder diese Bildungen kommen bei den einen Arten vor, bei anderen aber nicht. Ausser der oben (p. 581) in der Fussnote erwähnten Gattung *Bathyoncus* sei hier auch noch daran erinnert, dass z. B. in der Gattung *Culeolus* fast stets Bindegewebsspicula vorkommen, dass aber bei *C. perlucidus* nach ihnen bisher vergeblich gesucht worden ist (Herdman).

2. Die Muskulatur.

Abgesehen vom Myocard und gewissen zarten Fasern in den Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane, entstehen alle contractilen Elemente im Ascidienkörper aus Mesenchymzellen, die entweder zeitlebens einzeln und isolirt bleiben, oder, wie es fast immer der Fall ist, in verschiedener Weise zu Gruppen zusammentreten, um umfangreichere Muskelbündel hervorgehen zu lassen. Dass die zu Muskelzellen werdenden Mesenchymelemente sich jemals zu einer deutlichen epithelialen Schicht anordnen, ist nicht beobachtet worden, vielmehr geschieht die Gruppirung in der Regel so, dass die Zellen zu strangartigen Gebilden zusammentreten, indem sie entweder fadenartig einzeln hintereinander liegen, oder in grösserer Zahl auch nebeneinander vorkommen, so dass dickere Stränge entstehen, die gewöhnlich gleichzeitig auch eine bedeutendere Länge besitzen und aus vielen hintereinander gelegenen Muskelzellen sich aufbauen. Häufig sind die Muskelzüge an einem Ende mehrfach gabelig gespalten (Fig. 1, Taf. XXV), zuweilen so reich, dass sie pinselförmig in feine Fäserchen auslaufen.

Zuweilen lässt sich das Muskelgewebe an einer besonderen Färbung erkennen. Die grossen Muskelzüge können jederzeit auch mit dem unbewaffneten Auge von anderen Geweben unterschieden werden, nicht nur durch das faserige Gefüge, sondern auch durch den dunkleren Farbenton und die Art der Lichtbrechung. Auch im conservirten Thier fallen manchmal die gesammte Muskulatur oder auch bestimmte Muskelgruppen durch eine eigenartige Färbung auf. So erwähnt z. B. Drasche, dass die Leibesmuskeln des *Chelyosoma productum,* die am Deckelapparat sich ausbreiten, braun gefärbt sind, und Herdman nennt die Muskelbänder der *Ecteinascidia* (*Rhopalopsis*) *fusca* dunkel, rothbraun.

Die Kenntniss des histologischen Baus der Muskulatur haben Van Beneden und Julin (1886) dadurch wesentlich gefördert, dass es ihnen gelang, die Muskelkerne, die die früheren Autoren nur im embryonalen Muskelgewebe aufgefunden, im ausgebildeten Thier aber übersehen hatten, überall nachzuweisen. Wird die Muskelfaser nur durch

eine Zellreihe gebildet, so erkennt man leicht, dass den contractilen Fasern seitlich die Muskelzellkerne anliegen, in der Regel nur von einer zarten Sarcoplasmahülle umgeben (Fig. 1, Taf. XXV). Zumeist erscheinen die Kerne in der Längsrichtung der Fibrillen mehr oder minder gestreckt (Fig. 6, Taf. XXV). Ist das Muskelbündel stärker und aus mehreren nebeneinander liegenden Zellreihen zusammengesetzt, so sind die Kerne zwischen den contractilen Fasern nicht immer ganz leicht wahrzunehmen, wenigstens nicht in den Totalpräparaten; feine Schnitte lassen aber über ihre Anwesenheit keinen Zweifel bestehen (Fig. 2—5, Taf. XXV). Die Querschnitte erweisen, dass jede Muskelfaser aus einer grösseren oder geringeren Zahl annähernd parallel verlaufenden Fibrillen besteht; diese liegen vornehmlich peripher und können noch von einer besonderen Bindegewebshülle umgeben sein. Die Kerne liegen dagegen meist central an der Innenseite der Fibrillen, zuweilen freilich auch zwischen diesen, und häufig trifft man in stärkeren Fasern ihrer zwei auf einem Schnitt nebeneinander.

Die feinere Structur der Fibrillen wäre einer eingehenderen Untersuchung werth. Neben glatt und homogen erscheinenden Fibrillen lassen sich mehr oder minder deutlich quergestreifte unterscheiden (Fig. 1, Taf. XXV), doch scheinen beide Arten Muskelfasern in Bezug auf ihre physiologische Leistung sich ganz gleichartig zu verhalten.

Muskelzellen können an allen Körperstellen, an denen überhaupt Mesenchymelemente vorkommen, zur Ausbildung gelangen, und in Uebereinstimmung mit der verschiedenen Lage der Muskelstränge wechselt deren physiologische Bedeutung. Am wichtigsten vielleicht sind die gewöhnlich in sehr reicher Zahl in der Leibeswandung, zwischen dem ektodermalen Hautepithel und der äusseren Peribranchialwand auftretenden Muskeln, die gelegentlich einen ziemlich vollständig geschlossenen Hautmuskelschlauch darstellen können. An den beiden Körperöffnungen erscheinen die Muskeln der Leibeswand stets in eigenartiger Weise umgestaltet und in charakteristischer Art angeordnet. Häufig finden sich ferner Muskelzüge am Kiemendarm zwischen den beiden die Kiemen bildenden Epithelien. Von den anderen inneren Organen sind gelegentlich bestimmte Abschnitte der Geschlechtsorgane und des Enddarms mit einem Muskelbelag versehen. Sehr verbreitet endlich sind Muskelzellen in den Gefässen des Cellulosemantels und in den diesen homologen Gebilden sowie an den grossen vom Herzen ausgehenden Hauptgefässstämmen bei den grösseren Ascidienformen. Zuweilen finden sich frei im Cellulosemantel liegende Muskeln.

a. Die Muskulatur der Leibeswand besteht im einfachsten Fall fast nur aus einer spärlichen Zahl Längsmuskelstränge, die zumeist nahezu durch die ganze Länge des Thieres hindurchziehen und durch weitere oder engere Zwischenräume voneinander getrennt sind. Die Ring- und Querfasern sind dann, insofern sie nicht gänzlich fehlen, stets äusserst zart und in sehr geringer Zahl vorhanden. So ist es z. B.

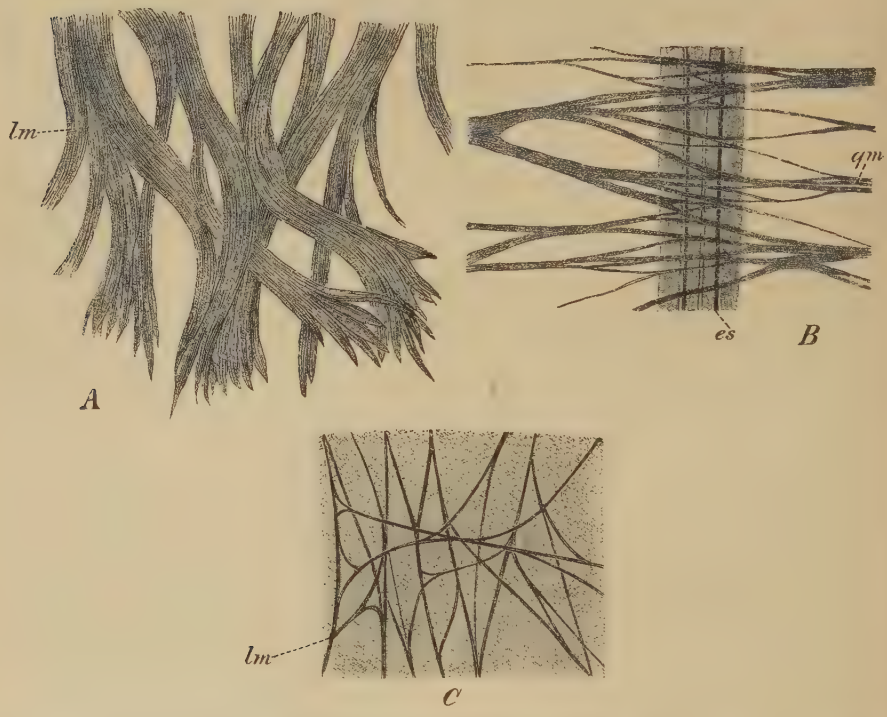
bei den meisten Arten der Gattung *Amaroucium*, *Psammaplidium* und anderen der Fall. Zuweilen sind allerdings alle Längsfasern nur kurz und dünn und auf die vordere Körperregion beschränkt, wie es z. B. bei *Perophora* vorkommt (vgl. Textfig. 18, p. 158). Bei *Clavelina* sind die Längsmuskeln ansehnlich lang und reichen vom vorderen Körperende bis hinter das Ende der Darmschlinge hinaus. Bemerkenswerth ist es, dass die Muskelstränge nach hinten zu immer mehr einander sich nähern und füglich alle jederseits an einer oder zwei eng begrenzten Stellen zusammenstossen, um am ektodermalen Hautepithel, das hier knopfförmig in den Cellulosemantel vorspringt, sich zu inseriren.*) Am Vorderende spalten sich die einzelnen Längsmuskelstränge mehrfach in feinere, zumeist divergirend verlaufende Fasern, die in der Region der beiden Körperöffnungen endigen. Auch bei *Heterotrema* kommen nur Längsmuskeln in der Leibeswand vor. Im vorderen Leibesabschnitt, im Bereiche des Kiemenkorbs, finden sich 20 bis 30 Längsmuskelstränge, deren jeder aus 2 bis 6 glatten Muskelfasern besteht. Nach hinten zu convergiren die Muskelzüge und setzen sich, wenn auch vielleicht nicht alle, so doch der grösste Theil, in zwei breite seitliche Muskelbänder fort, die bis an das hinterste Körperende reichen. An einzelnen Stellen zweigt sich vorn eine feine Muskelfaser von dem einen oder anderen Längsmuskelstrang ab, um sich dem benachbarten zu verbinden: es ist der Beginn zu einer netzförmigen Anordnung der Leibeswandmuskulatur, wie wir sie weiter unten für einige Ascidien in typischer Vollkommenheit kennen lernen werden.

In manchen Fällen ist es umgekehrt die transversale oder Ring-Muskulatur, die so in den Vordergrund tritt, dass ihr gegenüber die Längsfaserzüge kaum in Betracht kommen. Das kommt z. B. bei den meisten Arten der Gattung *Colella* vor; doch nehmen hier auch häufig, und zwar besonders im vorderen Körperabschnitt, die ursprünglichen Quermuskeln einen schrägen und unregelmässigen Verlauf. Bei *Colella Thomsoni* scheinen insofern individuelle Unterschiede aufzutreten, als — wenigstens im Bereiche des Thorax — manchen Thieren die bei anderen nur spärlich vorhandenen Längsmuskelzüge gänzlich fehlen (Herdman).

*) An den Insertionsstellen zeigt sich häufig das Ektodermepithel auch in einer anderen Beziehung verändert. Die Zellen werden ansehnlich hoch, fast kolbenförmig und ragen mit den verdickten, die Kerne tragenden Enden weit in den Cellulosemantel hinein. Die äusseren Zellenden sind voneinander durch die Cellulosemantelsubstanz getrennt, und nur die inneren stossen zusammen und bilden eine protoplasmatische Platte, in der die Zellgrenzen in der Regel sich nicht mehr nachweisen lassen (*Fragaroides aurantiacum*). Bei *Chelyosoma productum* erhebt sich das Ektoderm an den betreffenden Stellen in zahlreichen langen, soliden Papillen in den Cellulosemantel hinein, und gleichzeitig schreitet die Dissociation der Zellen weiter vor. Die einzelnen Elemente sind nur an der Basis locker miteinander verbunden und sitzen dem stielförmigen Centraltheil der Papille in einer ähnlichen Weise auf, wie etwa die einzelnen Beeren einer Traube dem Traubenstiel.

Sowohl ursprüngliche Quer- als Längsmuskelstränge können eine mehr oder minder ausgeprägte schräge Verlaufsrichtung annehmen, und, indem sie sich mehrfach spalten und durch feinere oder gröbere Neben- und Querfasern miteinander verbinden, entsteht ein unregelmässiges Netz- oder Balkenwerk der Leibesmuskulatur. Häufig lässt sich noch erkennen, in wie weit die Muskelnetze auf Quer- oder Längsfaserstränge zurückzuführen sind. Zuweilen genügt schon zur Entscheidung dieser Frage die Beobachtung des Verlaufs der Fasern in

Fig. 130.



Verschiedene Formen Muskelnetze aus der Leibeswand von Ascidien. (Nach Herdman). *A* von *Corella japonica*. $^{50}/_{1}$. *B* von *Colella Thomsoni*. $^{115}/_{1}$. *C* von *Colella Quoyi*. $^{230}/_{1}$. *es* = Endostyl. *lm* = Umgebildete Längsmuskelstränge. *qm* = Quermuskelstränge, netzförmig aufgelöst.

einiger Entfernung vom Muskelnetz; so erkennt man z. B. leicht, dass sich bei *Colella Thomsoni* Querfaserstränge in ein Netzwerk auflösen (Textfig. 130 *B*). Bei *Corella japonica* (Textfig. 130 *A*), *Psammaplidium effrenatum* scheinen es vorwiegend Längsstränge zu sein, während bei *Tylobranchion*, *Colella Quoyi* (Textfig. 130 *C*) Längs- und Querfasern sich zur Bildung eines Netzwerkes vereinigen.

Zuweilen aber lässt sich lediglich aus der Untersuchung des Faserverlaufs eines Individuums kein sicherer Schluss darauf ziehen, ob die unregelmässigen Muskelzüge von Quer- oder Längsfasern herzuleiten sind,

und in solchen Fällen kann dann nur die Vergleichung mit den nächst verwandten Species eine Entscheidung bringen. So wird man denn z. B., wo bei manchen *Psammaplidium* und *Colella* eine solche Unsicherheit besteht, daraus, dass in der ersteren Gattung Längsmuskeln, in der letzteren Quermuskeln vorherrschen, mit einiger Wahrscheinlichkeit schliessen dürfen, dass auch solche Fasern, deren Verlauf zweifelhaft ist, in jenem Sinne zu deuten sind.

Nicht selten unterscheiden sich der vordere und hintere Körperabschnitt ziemlich auffallend durch die Art des Auftretens und der Vertheilung der Quer-, Längs- und Netzmuskeln. Oft findet man vorn, im Bereich des Kiemendarms, fast ausschliesslich quer oder unregelmässig und netzförmig angeordnete Muskelstränge, während im hinteren Leibesabschnitt regelmässige Längsfasern hinziehen (*Tylobranchion*, *Psammaplidium rude*, *Ps. ovatum*).

Namentlich bei den grösseren Monascidien, aber auch bei kleinen Synascidien (*Aplidium crassum*) nimmt die Zahl der Muskelstränge so bedeutend zu, dass in der Leibeswand ein continuirlicher Hautmuskelschlauch entsteht. In einem solchen finden sich, soweit ich sehe, stets Längs- und Quer- resp. Ringmuskeln nebeneinander vor, und zwar liegen die gleichartigen Fasern zumeist, vielleicht immer, in einer besonderen äusseren oder inneren Schicht angeordnet. Der Hautmuskelschlauch erweist sich damit als zweischichtig.

Eine deutlich zweischichtige Anordnung des Hautmuskelschlauchs findet sich aber auch da, wo weder die Längs-, noch die Quermuskeln eine vollständig geschlossene Muskelplatte darstellen, sondern wo noch beide aus einzelnen, näher oder entfernter liegenden Faserbündeln bestehen, die sich dann kreuzen. Bei allmählicher Zunahme der gleichgerichteten Muskelzüge stellt sich der Uebergang zu vollkommen geschlossenen Muskelschichten als ein ganz continuirlicher dar, so dass ein principieller wesentlicher Gegensatz zwischen beiden Formen des Hautmuskelschlauchs nicht besteht.

Bei *Ciona*, bei der noch keine lückenlosen Muskelschläuche, sondern nur breite Faserzüge vorkommen, verlaufen die Längsmuskelzüge auswärts von den Ringmuskeln (Textfig. 22, p. 166), und ähnlich verhalten sich viele andere *Ascidia*, *Phallusia* etc. (Textfiguren 106, p. 435; 118, p. 490), wenngleich an mehreren Stellen dieses regelmässige Verhalten mehr oder minder erheblich dadurch gestört sein kann, dass auch Quermuskelzüge zwischen und auswärts von den Längsmuskeln auftreten (vgl. Textfigur 75, p. 358).

Auch bei vielen Cynthien und Styelinen begegnet man einem zweischichtigen Muskelschlauch. Bei *Dendrodoa* (*D. lincata*) finden sich noch, so wie bei *Ciona*, einzelne getrennte Muskelzüge. Sie verlaufen aber in anderer Weise, denn die zahlreichen Längsfaserbündel liegen innen, und „aussen bildet die Ringmuskulatur bandartige Faserzüge, die in ihrer reifenartigen Anordnung an die Ringmuskeln der Salpen erinnern“

(Hartmeyer). Die gleiche Lagebeziehung der beiden Muskelschichten fand ich bei *Cynthia papillosa*, bei der allerdings, wie bei den meisten grossen Cynthien, bereits vollständig geschlossene Muskelschichten vorkommen: die Ringfaserschicht liegt aussen, die Längsmuskeln innen (Textfig. 72, p. 347). Herdman (1882) erwähnt freilich, dass normaler Weise bei den meisten Cynthien die Längsmuskelschicht die äussere, die circuläre die innere sei. Vielleicht erklärt sich dieser Gegensatz daraus, dass bei einigen grösseren *Cynthia* stellenweise eine dreischichtige Muscularis auftritt, indem einige äussere Längsmuskelzüge über den Ringmuskeln hinwegziehen.

Es ist oben erwähnt worden, dass durch das Auftreten von Transversalmuskeln zwischen der äusseren Längsfaserschicht der zweischichtige Bau des Hautmuskelschlauchs gestört werden kann. Treten aber die neuen Ringmuskeln mehr regelmässig auswärts von den Längsmuskeln auf, so entsteht eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte dreischichtige muskulöse Leibeswand, und das gleiche ist der Fall, wenn an der Innenseite der Ringfasern noch ein besonderer Belag von Längsmuskeln zur Entwickelung gelangt (vgl. Fig. 7, Taf. XV). Eine solche dreischichtige Leibesmuskulatur hat sich in verschiedenen Ascidiengruppen mehrmals selbstständig aus einer zweischichtigen phylogenetisch hervorgebildet. Anfänge zur Ausbildung einer dreischichtigen Leibesmuskulatur fanden wir bereits bei *Phallusia* und *Ciona*, und bei manchen Ascidien kommt an gewissen Stellen ein ähnliches Verhalten vor, ohne dass aber wohl jemals die Dreischichtigkeit über weitere Strecken oder gar über den ganzen Hautmuskelschlauch sich ausbreiten möchte. Unter den Cynthideen dagegen erscheint das letztere Verhalten bei einigen Arten erreicht worden zu sein, und wir finden innerhalb dieser Familie den Hautmuskelschlauch auf sehr verschieden hohen Ausbildungsstufen stehen. Bei mehreren Boltenüinen sind die beiden typischen Muskellagen nur so spärlich und unvollständig entwickelt, dass der Hautmuskelschlauch aus einzelnen annähernd senkrecht sich kreuzenden Faserzügen besteht, während bei manchen Styelinen (*Polycarpa varians*, *Styela canopus*) eine ziemlich vollkommen dreischichtige Leibesmuskulatur entwickelt ist, die aus einer äusseren und inneren Längsfaserschicht und einer mittleren Ringmuskelschicht besteht (Herdman). Andere Arten der Gattungen *Stycla* und *Polycarpa* besitzen nur eine zweischichtige Muskulatur der Leibeswand, die bei den einen äusserst dünn und zart, bei den anderen beträchtlich stärker ausgebildet sein kann, so dass also in beiden Gattungen sich ganz continuirliche Entwickelungsreihen feststellen lassen.

Auffallender als die oben erwähnten Verschiedenheiten der Leibesmuskulatur am vorderen und hinteren Körperabschnitt sind Ungleichheiten, die rechts und links oder dorsal und ventral auftreten. So ist z. B. bei *Cynthia discrepans* Sluiter nur die Ringmuskelschicht im ganzen Umfang des Thieres vollständig, während die Längsmuskellage auf der Ventralseite eine Unterbrechung erfährt und hier gleichzeitig die Ring-

faserschicht verdickt ist. Bei *Microcosmus Helleri* ist der Hautmuskelschlauch ventral nur membranartig dünn, bei *Colella pedunculata* erscheint er dagegen gerade ventral am stärksten ausgebildet. Auch auf der Dorsalseite kann der Hautmuskelschlauch bei manchen Arten durch gewisse Besonderheiten ausgezeichnet sein. So ist er z. B. bei *Molgula gigantea* hier und auch auf der Ventralseite besonders dick.

Unterschiede im Verhalten des Hautmuskelschlauchs auf der rechten und linken Seite führen, wenn sie bedeutender sind, zu stark ausgeprägten Asymmetrien, die von älteren Beobachtern schon leicht bemerkt wurden. Herdman (1882) glaubt, dass eine asymmetrische Ausbildung der Leibesmuskulatur der ganzen Familie der Ascidiiden als typisch eigenthümlich sei. Obwohl die Muskelwand in der Regel an allen Körperstellen zart ist, sei doch leicht festzustellen, dass sie auf der rechten Seite zumeist beträchtlich stärker erscheint als auf der linken, besonders im Bereich der Region, in welcher der Verdauungstractus sich ausdehnt: hier sieht man sie oft membranartig dünn (*Ascidia virginea*). Bei *Abyssascidia Wyvillii*, deren Verdauungstractus rechtsseitig liegt, sind die Muskelzüge in der Leibeswand besonders links und dorsal entwickelt, während bei *Abyssascidia vasculosa* (= *Herdmania* oder *Bathyascidia* Hartmeyer) entsprechend der linksseitigen Lagerung des Darms die netzförmige Leibesmuskulatur nur rechts von Bedeutung ist. Bei *Chelyosoma productum*, bei der die Lage der Eingeweide individuelle Verschiedenheiten zeigt und bald mehr nach rechts, bald nach links hin verschoben erscheint, ist die Muskulatur der Leibeswand stets links bedeutend stärker entwickelt als rechts (Bancroft). Auch bei der Gattung *Corella* fehlt die Leibesmuskulatur auf der rechten Seite, auf der der Darmtractus liegt, fast ganz; nur im vordersten Körperende finden sich rechts und dorsal stärkere Muskelfasern, während links die ganze vordere Körperhälfte von einer ganz besonders mächtigen Muskellage umhüllt ist, die bei *Corella japonica* 0,3—0,5 mm Dicke erreicht. Auch in anderen Ascidienfamilien kann der Muskelschlauch asymmetrisch ausgebildet sein. So ist er z. B. bei *Microcosmus propinquus* und *M. Helleri* besonders rechts stark entwickelt, und selbst bei den Synascidien, bei denen die Leibesmuskulatur nur aus verhältnissmässig wenigen Fasersträngen besteht, können erhebliche Verschiedenheiten links und rechts auftreten. So ist z. B. nach Lahille bei *Glossophorum* im Zusammenhang mit der Entwickelung eines Brutraums die Muskulatur auf der rechten Seite schwächer ausgebildet als auf der linken.

In Uebereinstimmung mit den bereits oben (p. 216) geschilderten Besonderheiten des Cellulosemantels treten bei *Rhodosoma* und *Chelyosoma* auch gewisse Veränderungen in der Muskulatur der Leibeswand auf. Bei *Rhodosoma* handelt es sich darum, dass für den oberen, freien Deckeltheil der sog. Schale ein Bewegungsapparat geschaffen wird. Der Hautmuskelschlauch, der die Contraction des gesammten Körpers bewirkt, ist sehr dünn und nur vorn in der Region der Siphonen stärker entwickelt.

An der Unterseite des Seitentheils des Deckels breiten sich einige stärkere Muskelstränge aus, die bei gleichzeitiger Contraction der Leibesmuskeln den Deckel niederziehen und verschliessen, doch bleibt bei *Rhodosoma callense* auch bei geschlossenem Deckel seitlich ein schmaler Spalt klaffend, durch den das Wasser ein- und austreten kann. Nach Heller soll ein besonderer Muskel, der an der Mitte des Deckels sich ausbreitet, diesen aufwärts ziehen und öffnen, doch halte ich es für wahrscheinlicher, dass die Oeffnung einfach dadurch erfolgt, dass nach Aufhören der Muskelcontractionen die Längsstreckung des ganzen Thieres infolge der Elasticität der Leibeswandung eintritt, so dass der Deckel seitlich aufklappen muss.

Bei den beiden Species *Chelyosoma* erweist sich die Leibesmuskulatur in verschiedener Weise umgeformt. *Chelyosoma macleyanum* zeigt unter den sehr regelmässig angeordneten Hornplatten des Cellulosemantels sehr zahlreiche feine und kurze Muskelfasern, die parallel zur Oberfläche verlaufen und die Trennungslinien zwischen den Platten senkrecht kreuzen, so dass die Platten selbst dadurch wie durch Zwirnnähte zusammengehalten erscheinen (Textfig. 37, p. 217). Diese oberflächlichen Faserzüge, die über dem eigentlichen Hautmuskelschlauch liegen und wohl dazu dienen, eine gewisse Verschiebbarkeit der grossen starren Platten herbeizuführen, sind als eine eigene Erwerbung dieser Species anzusehen, denn sie fehlen dem *Chelyosoma productum*. Die Leibesmuskulatur dieser Art zeigt grössere Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, wie sie als typisch für fast alle anderen Ascidien gelten, obwohl auch sie gewisse Besonderheiten darbietet. Drasche (1884) hat, abgesehen von den an den beiden Körperöffnungen auftretenden Ring- und Längsmuskeln, zwei ihrer Lage und Wirkung nach verschiedene Muskelfasergruppen bei diesem *Chelyosoma* beschrieben. Erstlich Parietalmuskeln, die von den Seiten der aus einzelnen Schildern bestehenden Deckplatte, dort wo diese durch den sog. Ringwulst mit dem übrigen Cellulosemantel verbunden ist, gegen die Mitte hinziehen. „Ihre Zahl übersteigt 50; sie sind über 1 mm stark, in der Mitte bauchig angeschwollen, von brauner, etwas metallglänzender Farbe und bewirken durch ihre Contractionen die mannigfachsten Lageveränderungen der einzelnen Gebiete der Deckplatte zu dem Ringwulste.“ Ferner finden sich zwölf kurze Muskelbündelgruppen, die sich an innere knopfartige Vorsprünge der 12 Siphonalplatten ansetzen und nach aussen divergiren. „Ihre Leistung dürfte die sein, die Schilder nach einwärts zu ziehen, mithin die Oeffnungen zu schliessen; sie unterstützen also wirksam die äussere Ringmuskulatur. Das Oeffnen der Siphonen dürfte durch die Elasticität des zwischen den Siphonal- und den angrenzenden Schildern befindlichen Bindematerials zu Stande kommen.“ Uebrigens zeigen diese Muskeln des *Chelyosoma*, wie Bancroft (1898) hervorhebt, häufig sehr erhebliche individuelle Verschiedenheiten; die Zahl der einzelnen Muskelzüge schwankt in ähnlicher Weise, wie die der Schilder an dem

vorderen Deckel, und auch die Anordnung und Stellung der Muskelzüge variirt dann mehr oder weniger.

b. Die Muskulatur der Siphonen oder, wo besondere hervorragende siphoartige Bildungen fehlen, die Muskeln der In- und Egestionsöffnung sind nur eigenartig differenzirte Theile des allgemeinen Hautmuskelschlauchs. Im einfachsten Fall finden sich um jede Oeffnung nur eine Anzahl Ringfasern, die einen von der übrigen Leibesmuskulatur mehr oder minder scharf abgesetzten Sphincter bilden. Dessen Aufgabe ist es, den Verschluss des In- oder Egestionscanals herbeizuführen, während die Wiederöffnung dadurch erfolgt, dass nach dem Erschlaffen der Muskelthätigkeit die Elasticität der Leibeswand und vornehmlich des Cellulosemantels die aneinander gepressten Ränder erweitert und auseinander treibt. Bei der Oeffnung werden besonders die in die beiden Canäle eingestülpten Randtheile des äusseren Cellulosemantels von Bedeutung sein (vgl. oben p. 214).

In den meisten Fällen treten zu diesen Ringmuskeln noch Längsfasern hinzu, die als die vordersten Ausläufer der Längsstämme des Hautmuskelschlauchs aufzufassen sind. Wo nur diese beiden Schichten in den Siphonen vorkommen, dürfte in der Regel die Ringmuskulatur die innere sein, die dem Epithel der inneren Canalwand dicht anliegt, während die Längsfasern in der Nähe des äusseren ektodermalen Hautepithels verlaufeu. Bei den meisten Synascidien und *Clavelina* (vgl. Textfig. 32, p. 212) ist dieses Verhalten leicht festzustellen. Doch kommt auch eine umgekehrte Schichtenfolge vor. So erwähnt z. B. Drasche ausdrücklich, dass bei *Chelyosoma productum* die Ringmuskulatur die äussere Schicht bilde, während die Längsmuskeln darunter 6 breite Bänder darstellen, die nach hinten zu divergiren und in die Muskulatur der Leibeswand sich direct fortsetzen.

Bei den grossen Monascidien erscheint die Muskulatur in den Siphonen häufig dreischichtig. Der Grund scheint öfters darin zu liegen, dass die Längsmuskeln der Leibeswand am vordersten Körperende sich in eine äussere und innere Lage spalten, um die Sphincteren zwischen sich aufzunehmen. Doch kann eine der beiden Längsfaserschichten in den Siphonen auch selbstständig auftreten, ohne nach hinten zu direct in die Längsmuskelschicht der Leibeswand sich fortzusetzen. In manchen Fällen können die äussere und innere Längsmuskelschicht der Siphonen durch die Zahl und Dicke der Fasern recht erheblich voneinander verschieden sein (vgl. für *Ciona intestinalis* Fig. 7, Taf. XV). — Zuweilen, wie z. B. im Egestionscanal von *Botryllus* (Fig. 3 u. 4, Taf. XI), sind zwei Ringfaserschichten vorhanden, die durch Bindegewebe und spärliche Längsmuskelfasern voneinander getrennt werden.

Bei mehreren grossen Monascidien (*Ciona, Phallusia, Cynthia* etc.) fallen einige feinere Längsfasern des Hautmuskelschlauchs durch ihre eigenartigen Beziehungen zu den grossen hinteren Nervenstämmen auf. Bereits an früherer Stelle (p. 292) ist auf diese Ver-

hältnisse hingewiesen worden. Es verlaufen nämlich einzelne kleinere Muskelzüge im Innern von grossen Nervenstämmen, von diesen vollkommen umschlossen. Fig. 8, Taf. XVII zeigt in einem Nerv der *Phallusia mammillata* zwei parallel verlaufende Muskeln quer durchschnitten, von denen jeder aus etwa 5—6 Fibrillen besteht; in Fig. 5, Taf. XXV ist einer dieser Muskelquerschnitte bei starker Vergrösserung gezeichnet, und man erkennt hier, dass der fragliche Muskelstrang durchaus den normalen, typischen Bau aufweist.

Ich möchte annehmen, dass diese Erscheinungen darauf zurückzuführen sind, dass die erst verhältnissmässig spät sich endgültig differenzirenden Nervenstämme während ihrer Ausbildung solche Gruppen von Mesenchymzellen, die zu Muskelfasern zu werden bestimmt sind, allmählich allseitig umwachsen und in sich aufnehmen, ohne dass dadurch die histologische Weiterbildung beider Gewebsformen gestört wird. Die Contraction eines allseitig von Nervengewebe umschlossenen Muskels könnte dem Thiere kaum von Nutzen und Bedeutung sein, und ich halte es daher auch nicht für unwahrscheinlich, dass vielleicht die meisten dieser „Nervenmuskeln" mit ihren äussersten Enden aus dem Nerven wieder heraustreten, um sich entweder anderen Muskelzügen einzuordnen, oder bestimmten Organen oder Geweben zu inseriren. Doch habe ich ein solches Verhalten bisher durch die thatsächliche Beobachtung nicht festgestellt. Nach Roule würde freilich eine derartige vollkommene Versenkung von Muskelfasern in die nervöse Substanz überall da vorkommen, wo Nerven an den Muskeln endigen, doch beruht diese Auffassung zweifellos auf einer irrthümlichen Deutung des die Muskeln umgebenden Bindegewebes als Nervensubstanz (vgl. oben p. 291).

c. Als besonders differenzirte Abschnitte des ursprünglichen Hautmuskelschlauchs sind auch die Muskeln anzusehen, die in den Mantelgefässen zur Entwickelung gelangen. Sie sind bereits oben (p. 243 fg.) erwähnt und von Mesenchymzellen abgeleitet worden, die zum Theil der ursprünglichen Leibeswand angehörten, zum Theil von freien, amöboiden Wanderzellen abstammten. Während das ektodermale Hautepithel zur Gefässwand sich ausstülpte, legten jene Mesenchymzellen sich an diese an, und so bilden sie später einen inneren Muskelbelag, der die centralen Blutbahnen direct umgiebt und bei der Fortbewegung der Blutflüssigkeit in den langen Mantelgefässen von Bedeutung sein dürfte. In den weitverzweigten Mantelgefässen mancher grossen Monascidien zeigt die Muskulatur ein sehr merkwürdiges Verhalten, denn es treten hier spiralige Fasern auf, die in ähnlicher Weise wie die Spiralfasern in den Tracheen der Insecten die Innenseite der Gefässwand umkreisen (Schacht, Hertwig). Bei *Phallusia mammillata* fand ich, dass die Fasern als unregelmässig schräg verlaufende Bogen sich ungefähr über den halben Umfang eines jeden Gefässes erstrecken, und dass sie zumeist nur an den voneinander abgewendeten Seiten der Doppelgefässe verlaufen (Fig. 7 und 8, Taf. XIII). Uebrigens ist die contractile Natur dieser Fasern

durchaus nicht überall ganz sicher erwiesen, und vielleicht haben diese Gebilde nur die Bedeutung von Stützorganen für die Gefässwandungen.

Einfacher und übersichtlicher verhält sich die Muskulatur in den Gefässanhängen der Synascidien. Nach Drasche (1883) sollen die Ektodermfortsätze der Botrylliden und Distomiden niemals Muskeln enthalten, wohl aber stets die der Didemniden und Diplosomiden. Auch sollen bei *Distaplia* diese Gefässfortsätze fast ausschliesslich jungen Thieren eigenthümlich sein und im Alter rückgebildet werden (Bancroft, Ritter). In den Gefässen der Synascidien bilden die Mesenchymzellen unter dem ektodermalen Epithel eine einschichtige Lage, die häufig nicht ganz vollkommen ist, sondern grössere oder kleinere Lücken zeigt. Die Muskelfasern verlaufen in der Längsrichtung des Gefässes häufig mehr oder minder schräg oder etwas spiralig, und so stellt die Gefässwand einen typischen Hohlmuskelschlauch dar, ähnlich wie das Herz, doch erscheint dessen Lumen freilich gegenüber dem des Mantelgefässes bedeutend umfangreicher und namentlich im Querschnitt grösser und weiter. Auch ist nicht bekannt, dass die Gefässmuskeln sowie die Herzwand regelmässige rhythmische Bewegungen ausführen, durch die das Blut in Bewegung gesetzt wird.

Die Vergleichung der Gefässfortsätze verschiedener Synascidienarten erweist überzeugend, dass die ursprüngliche Bedeutung dieser Organe als Blutbahnen für den Cellulosemantel vielfach verloren geht, und dass das Mantelgefäss zu einem einfachen Musculus retractor wird, der das Thier in die Tiefe des gemeinsamen Cellulosemantels zurückzuziehen vermag, wenn er sich intensiv contrahirt. Dieser Functionswechsel wird dadurch bedingt, dass das Gefässlumen zunächst im distalen Blindende, dann auch an den anderen Stellen immer feiner wird, so dass ein Blutzellen führender Flüssigkeitsstrom nicht mehr hindurchtreten kann. Zuweilen lässt sich feststellen, dass diese Rückbildung des Gefässlumens dadurch hervorgerufen wird, dass bei zunehmendem Alter des Thieres die Zahl und Dicke der Muskelfibrillen beträchtlich wachsen und die Fasern dann den ganzen Ektodermschlauch ausfüllen. Viele ursprünglichen Mantelgefässe scheinen sich aber nunmehr auch ontogenetisch gleich als fast solide Rückziehmuskeln anzulegen, die nur so weit von einem feinen Blutcanal durchsetzt werden, als dies im Interesse einer leichteren und besseren Ernährung des Organs nothwendig ist. Wo die Bedeutung des Organs als Mantelgefäss ganz geschwunden ist und nur der Muskel als solcher functionirt, flacht sich gleichzeitig auch der ektodermale Epithelüberzug ausserordentlich stark ab, indem er membranartig fein und nur noch schwer nachweisbar wird. Ob es zu einem völligen Schwund und zu einer gänzlichen Auflösung des Epithels kommen kann, vermag ich nicht sicher zu entscheiden.

Leider sind die Angaben der früheren Autoren über die Beschaffenheit der Gefässanhänge und Retractoren fast alle nicht einmal eingehend genug, um aus ihnen nur mit Sicherheit entnehmen zu können, welchen

Typus die Organe darstellen. Wenn daher auch mehrfach frei den Cellulosemantel durchsetzende Muskeln beschrieben und abgebildet sind, lässt sich daraus doch nicht mit Gewissheit entnehmen, dass in der That das ursprüngliche Mantelgefäss eine so weite Rückbildung erfahren hätte. Andererseits lässt sich auch nicht mit Bestimmtheit sagen, ob nicht eine Verwechselung mit faserigen, bindegewebsartigen Gruppen von Mantelzellen vorliegt, die gelegentlich im Cellulosemantel auftreten und mit ursprünglichen Muskeln in den Mantelgefässen nichts gemeinsam haben. In manchen Fällen dürfte es sich aber doch ziemlich sicher thatsächlich um frei in der Cellulosesubstanz liegende Muskelfaserstränge handeln, wie z. B. bei manchen *Leptoclinum* und verwandten Formen. Bei *L. Thomsoni* zeichnet Herdman (1886) an jeder Seite des Einzelthieres einen sehr langen, frei verlaufenden Muskelfaserstrang, der nahe an der Ingestionsöffnung sich in einen dorsalen und ventralen Ast gabelt. Auch im Cellulosemantel von *Synoicum irregulare*, und zwar schon auf embryonalen Stadien, fand Ritter (1899) neben anderen Einschlüssen Muskelfibrillen und Muskelfaserbündel. Es soll sich aber hierbei nicht um eine selbstständige Bildung im Cellulosemantel selbst handeln, sondern um Reste von Muskeln der Leibeswand des rückgebildeten Mutterthieres, die vom Embryo aufgenommen worden sind.

Uebrigens kommen häufig hohle Mantelgefässe und solche solide Retractoren, an denen ein ektodermaler Ueberzug zumeist nicht beobachtet wurde, an einem Thiere nebeneinander vor. So beschreibt und zeichnet z. B. Drasche bei *Didemnoides macroophorum* ventral hinter dem Endostylende einen hohlen, muskulösen, knopfförmig endigenden Gefässfortsatz, während seitlich, weit vorn bei der Ingestionsöffnung solide Muskelbänder entspringen, die zuweilen die doppelte Länge des ganzen Thieres erreichen und endlich in der Tiefe des gemeinsamen Cellulosemantels sich in einzelne Fasern und Fibrillenbündel auflösen und allmählich verlieren. Ganz ähnlich verhalten sich fast alle anderen Species der Didemniden; bei allen aber zeigen sich auffallende individuelle Verschiedenheiten, nicht nur zwischen den verschiedenen Stöcken, sondern es verhalten sich immer auch die Einzelpersonen eines Stockes verschieden. Nur eine verhältnissmässig geringe Zahl Individuen zeigt zwei Retractoren und den ventralen Gefässfortsatz wohl ausgebildet nebeneinander. Vielen Personen fehlt ein Retractor, zahlreichen fehlen beide; ebenso kann der Ventralfortsatz vorhanden sein oder nicht, und so giebt es auch Thiere, die aller dieser Anhänge entbehren. Ich glaube deshalb, dass die Angaben der älteren Autoren, wenn sie das Vorkommen der muskulösen Fortsätze bei dieser oder jener Art oder Gattung nicht erwähnen, kaum Anspruch auf besondere Beachtung verdienen, und dass sie auch dann, wenn sie das Vorkommen dieser Organe ausdrücklich in Abrede stellen, nicht ohne jeden Vorbehalt als giltig zu betrachten sind, insofern nicht ersichtlich ist, dass sie auf der Untersuchung einer grösseren Zahl Individuen beruhen. Indessen ist es gar nicht unwahrscheinlich,

dass bei manchen Arten keinerlei muskulöse Fortsätze auftreten, wie z. B. Sluiter (1895) ausdrücklich hervorhebt, dass bei *Leptoclinum asteropum* die Rückziehmuskeln fehlen. Die muskulösen, hohlen Gefässanhänge entspringen nicht immer ventral unmittelbar hinter dem Endostylende, sondern oft in ziemlich grosser Entfernung davon, weiter hinten oder auch mehr oder minder seitlich, zuweilen fast ganz dorsal (*Leptoclinum Thomsoni*).

Die Diplosomiden verhalten sich ähnlich wie die Didemniden, nur scheinen die soliden Retractoren, die vom Vorderende des Thieres ausgehen, häufig zu fehlen, denn sie werden fast nirgend erwähnt. Dagegen sind die hohlen muskulösen Mantelgefässe häufig in der Mehrzahl vorhanden (z. B. zwei, ein längeres und ein kürzeres, bei *Diplosomoides molle*), und in Bezug auf ihre Ursprungsstellen am Zooid finden sich grosse Verschiedenheiten, denn man sieht sie an allen beliebigen Stellen des hinteren Körperabschnitts austreten. Vielen Thieren eines Stockes können sie gänzlich fehlen, oder sie sind zu soliden Strängen umgebildet, und diese Thatsache ist wichtig für die Beurtheilung der systematischen Eintheilung, die Giard (1872) für die Diplosomiden getroffen hat. Er unterscheidet nämlich in dieser Familie Formen mit (*Diplosoma*) und ohne Endostylanhang (*Pseudodidemnum, Astellium*). Da dieser Endostylanhang aber zweifellos den Gefässanhang bedeutet, ergiebt sich ohne Weiteres die Hinfälligkeit dieses Systems, und die Gattungen *Pseudodidemnum* und *Astellium* in Giard's Sinne konnten nicht aufrecht erhalten werden.

Ob wirklich, wie Drasche annimmt, die Gefässfortsätze aller Distomiden einer inneren muskulösen Auskleidung völlig entbehren, scheint mir doch fraglich zu sein. Aus manchen Abbildungen, die Herdman und andere gegeben haben, möchte ich zu schliessen geneigt sein, dass z. B. nicht bei allen *Colella* die Gefässwand lediglich aus einem einschichtigen Ektodermepithel besteht und dass die gezeichneten Längsstreifen auf Längsmuskelfasern zurückzuführen sind.

Auch bei den Polycliniden treten, und zwar fast immer am hintersten Ende des Postabdomens, Gefässfortsätze in dem Cellulosemantel auf, die einfach verzweigt und mit knopfförmigen Blindenden versehen sein können (*Morchellioides affinis*). Manche Abbildungen, die frühere Autoren von neuen Polycliniden gegeben haben, lassen vermuthen, dass die Mantelgefässe Längsmuskeln enthalten möchten. Auch scheint es mir zweifelhaft, ob der als Postabdomen bezeichnete Körperabschnitt in Wirklichkeit auch immer diesen Namen verdient und nicht vielleicht zuweilen nur ein Mantelgefäss ist, dass am äussersten Hinterleib entspringt und in der Hauptaxe des Körpers gerade nach hinten verläuft. Ich glaube nämlich, dass das Postabdomen der Polycliniden stets unmittelbar hinter dem Herzen endigen muss und dass die fadenförmige Verlängerung des Hinterleibs, wenn sie keine besonderen Organe mehr enthält und nicht mehr Geschlechtszellen führt, als Gefässanhang aufzufassen ist. —

Ich habe es oben (p. 595) als am wahrscheinlichsten hingestellt, dass die Retractoren der Synascidien, die den gemeinsamen Cellulosemantel durchsetzen, auf ursprüngliche muskulöse Mantelgefässe zurückzuführen seien, obgleich eine ektodermale Hülle nicht mehr nachweisbar war. Immerhin wäre auch mit der Möglichkeit zu rechnen, dass Mantelzellen nicht nur zu Bindegewebe, sondern an bestimmten Stellen zu Muskelgewebe sich direct differenziren könnten. Da die Elemente des Cellulosemantels ausgewanderte Mesenchymzellen sind, liesse es sich sehr wohl verstehen, wenn sie die gleiche histologische Umbildungsfähigkeit, die sie in der primären Leibeshöhle besitzen, auch noch nach der Durchwanderung des Hautepithels soweit bewahren würden, dass sie zur Production von Muskelgewebe befähigt bleiben. Das Vorkommen von Spiculis in der Testa sowohl wie im Bindegewebe des Innenkörpers hat uns bereits den Beweis erbracht, dass sehr eigenartige Functionen der Mesodermzellen in der That an beiden Stellen in der gleichen Weise ausgeübt werden können.

An dieser Stelle müssen auch die eigenartigen Muskelfasern genannt werden, die neuerdings Ritter (1901) bei der von ihm aufgestellten neuen Gattung *Rhizomolgula* beobachtet hat. Der Cellulosemantel setzt sich in einen langen, mit feinen Seitenzweigen wurzelähnlich besetzten Stiel fort, in dessen Axe zahlreiche Muskelfasern verlaufen. Wo ein Seitenzweig entspringt, biegt eine Faser aus dem Stiel in diesen ab, um an dem kolbenförmigen Ende spiralig oder knotenförmig sich aufzuknäulen; hier spaltet sich auch häufig jede Faser in zwei Theile. Die Muskelfasern liegen direct in der Cellulosemantelsubstanz, eine umhüllende ektodermale Epithelschicht wurde nicht bemerkt, und es bleibt daher zweifelhaft, ob die centralen Fasern ein in Rückbildung eingetretenes muskulöses Mantelgefäss darstellen, oder aus Zellen des Cellulosemantels selbst hervorgegangen sind, die sich zu contractilen Elementen differenzirt haben.

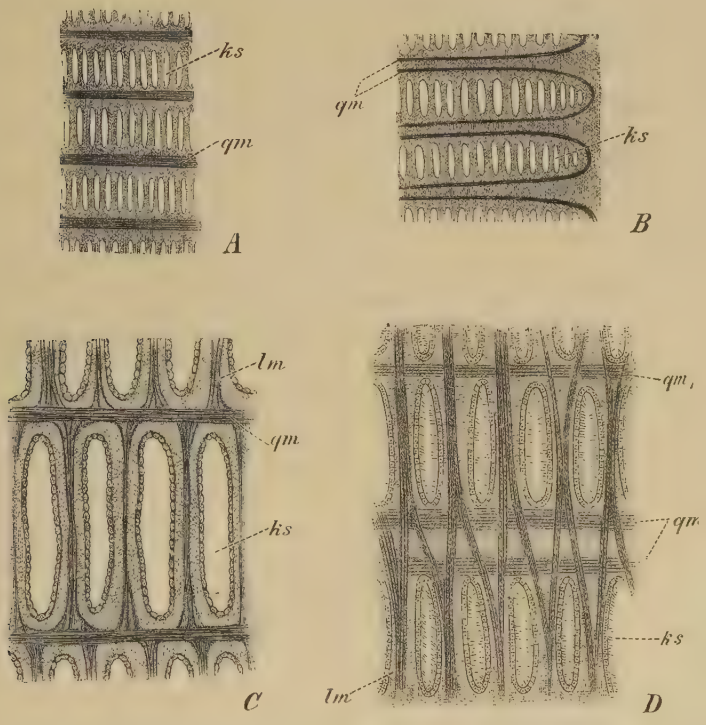
d. Zwischen den beiden die Kieme der Ascidien bildenden Epithelien liegen die Kiemenmuskeln. Sie sind entweder ganz in das Bindegewebe oder die Gallerte eingebettet, die hier die beiden Schichten der Kieme trennt, oder liegen wenigstens zum Theil frei in den Blutbahnen, deren Begrenzung sie auf gewissen Strecken bilden können. In der Literatur findet man eine verhältnissmässig geringe Zahl Arten angeführt, bei denen Kiemenmuskeln ausdrücklich erwähnt und abgebildet werden. In Wirklichkeit sind aber diese Muskeln sehr weit verbreitet, wenn auch vielleicht nicht immer besonders zahlreich, und ich glaube, man dürfte, wo überhaupt das Mesenchym zwischen den beiden Kiemenepithelien einigermassen entwickelt ist, kaum eine grössere Ascidie finden, bei der die Kiemenmuskeln völlig fehlen möchten. Aber auch bei den kleinen Synascidien kommen sie sehr häufig vor.

Der Verlauf der Muskelfasern ist natürlich durch die Kiemenspalten und die Kiemengefässe bestimmt, und daher finden sich fast immer nur

ziemlich genau in der Längs- oder Querrichtung hinziehende Faserstränge. Diese sind zumeist recht fein und zart, aus einer verhältnissmässig geringen Zahl Einzelfasern oder auch direct aus Fibrillen zusammengesetzt.

Am häufigsten beobachtet man Quermuskelzüge, die zwischen den Kiemenspaltenreihen in den Quergefässen oder in den Querzonen des primären Kiemengerüstes verlaufen. Sie erstrecken sich gewöhnlich durch

Fig. 131.



Stücke aus dem Kiemenkorb verschiedener Ascidien zur Demonstration des Verlaufs der Kiemenmuskeln. (Nach Herdman.) *A* von *Sidnyum pallidum.* $^{50}/_{1}$. *B* von *Morchellium Giardi.* $^{50}/_{1}$. *C* von *Diplosomoides molle.* $^{230}/_{1}$. *D* von *Polycarpa viridis.* $^{180}/_{1}$. *ks* = Kiemenspalten; *lm* = Längsmuskelzüge; *qm* = Quermuskelstränge; qm_1 = Quermuskeln in den Quergefässen zweiter Ordnung.

die ganze Breite der Kieme und endigen dorsal an der Dorsallamelle und ventral beim Endostyl in verschiedener Weise. Entweder lösen sie sich pinselförmig in einzelne feine Fäserchen auf, die sich im Bindegewebe allmählich verlieren, oder sie knicken an jenen Stellen, wie Maurice für *Fragaroides aurantiacum* festgestellt hat, fast rechtwinklig um und setzen sich direct in die Längsmuskelzüge der Leibeswand fort. Endlich können die Enden je zweier benachbarten Quermuskeln in einander übergehen, und so entstehen Ringmuskel, die jede Kiemenspaltenreihe

umgrenzen (*Morchellium Giardi,* Textfig. 131 *B*). Gewöhnlich liegt in jedem Quergefäss nur ein feinerer Muskelstrang oder ein breiteres Muskelband (Textfig. 131 *A* u. *C*). Doch kann das letztere auch in zwei selbstständig nebeneinander verlaufende Stränge sich auflösen oder durch diese vertreten sein, wie es z. B. gewöhnlich da der Fall ist, wo die Kiemenspaltenreihen von Muskelringen umgeben werden. Zuweilen können die verschiedenen Kiemenspaltenreihen eines Thieres entweder durch ein oder durch zwei Muskelstränge getrennt sein, und zumeist wechselt dann das Verhalten in einer ganz regelmässigen Weise, indem nur in den breiteren Quergefässen erster Ordnung zwei Quermuskeln verlaufen, in den schmäleren Querzonen dagegen nur ein Muskelband auftritt (Textfigur 131 *D*).

Die Längsmuskeln der Kieme stehen an ihren hinteren Enden zumeist mit dem Hautmuskelschlauch in Verbindung, während sie vorn in der Regel in feine Fasern sich auflösen und im Bindegewebe der Leibeswand endigen. Häufig sieht man sie ziemlich regelmässig zwischen allen bereits wohl entwickelten Spalten jeder Reihe hindurchziehen, stellenweise sind sie weniger zahlreich und nicht neben jedem Spiraculum zu finden. Selten nur scheinen sie alle ganz gerade und ungetheilt zu verlaufen; vielmehr erfolgt zumeist ein Faseraustausch zwischen den benachbarten Muskelsträngen, der sich in mehr oder minder regelmässiger Weise vollzieht (Textfig. 131 *C* und *D*). Indem jeder Strang, sowohl am vorderen als hinteren Ende jeder Kiemenspalte, sich in zwei Aeste theilt, die sofort wieder mit je einem benachbarten Ast zur Bildung neuer Längsstränge zusammentreten, erscheint jedes einzelne Spiraculum wie von einem Muskelrahmen umgeben. Ueberdies finden sich gleichzeitig auch Quermuskelstränge vor, und diese verlaufen nicht immer vollkommen unabhängig neben den Längssträngen, sondern an mehreren Stellen scheinen die Fasern des einen Systems in die des anderen sich fortzusetzen.

So wie in dem von den Spalten durchbrochenen Theil des Kiemendarms finden sich auch in der Präbranchialzone Muskeln, die von den mehr auswärts gelegenen Strängen des Hautmuskelschlauchs mehr oder minder deutlich gesondert erscheinen. Es sind das fast ausschliesslich Transversal- oder Ringmuskeln, die einmal im Tentakelträger sich finden und zweitens auch neben dem Flimmerbogen vorkommen. Die Muskeln des Tentakelträgers stellen häufig einen recht ansehnlichen Sphincter dar, der nicht nur den Eingang in den Kiemendarm verengen und abschliessen, sondern auch die Tentakel mit bewegen kann (Fig. 8 u. 10, Taf. XV). Die Flimmerbogenmuskeln, die in der vom Flimmerepithel gebildeten Ringfalte selbst verlaufen, sind immer nur sehr fein und setzen sich aus wenigen Querfasern zusammen. Bei den kleineren Synascidien scheinen sie stets zu fehlen, und nur da, wo reiches Bindegewebe in die ansehnliche Flimmerbogenfalte einwuchert, entstehen hier auch Muskelfibrillen. Dagegen treten häufiger etwas mehr auswärts an

der Basis des Flimmerbogens stärkere Ringmuskelzüge auf, die allerdings von der allgemeinen Muskulatur der Leibeswand kaum scharf abzugrenzen sind und daher wohl dieser zugerechnet werden müssen (Textfigur 63 *A*, p. 330).

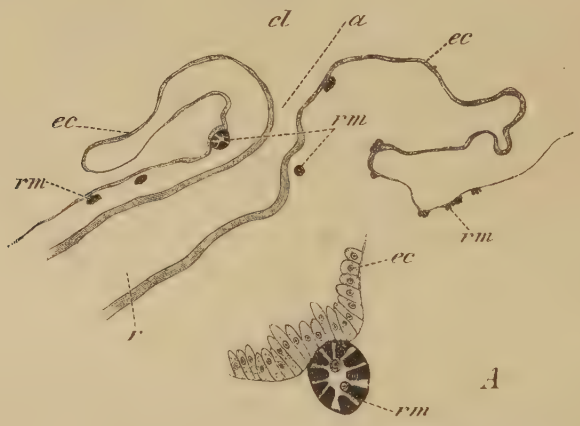
Dem Vorkommen oder Fehlen der Kiemenmuskeln müsste natürlich eine gewisse systematische Bedeutung zukommen; und wenn bei sonst in allen wesentlichen Eigenthümlichkeiten übereinstimmenden Formen derartige Unterschiede auftreten, dass hier wohl entwickelte Kiemenmuskeln vorhanden sind, dort aber fehlen, so würde die Auflösung dieser Formengruppe in zwei verschiedene Arten, oder mindestens in Varietäten, wohl gerechtfertigt erscheinen. Das dürfte vielleicht innerhalb der Gattung *Morchellioides* der Fall sein. Die beiden Arten *M. affinis* und *M. Alderi*) unterscheiden sich fast nur dadurch, dass bei der ersteren Muskelfasern in den Quergefässen der Kieme auftreten, bei der letzteren aber nicht. Hinzu tritt allerdings noch der kleine Unterschied, dass dort die Lobi der Ingestionsöffnung etwas stärker abgerundet, hier etwas mehr zugespitzt sind (Herdman).

e. Zuweilen lassen sich an manchen inneren Organen der Ascidien noch besondere Muskeln nachweisen, die den bisher behandelten nicht ohne Weiteres zugerechnet werden können, obwohl sie sich phylogenetisch aus einer dieser Gruppen entwickelt haben. Besonders von der Muskulatur der Leibeswand und der Kieme können sich gewisse Faserzüge abspalten, zu bestimmten Organen in nähere Beziehung treten und dann besondere Leistungen verrichten.

Hierher rechne ich die Muskeln der Dorsalfalte, die zuweilen von den anderen Kiemenmuskeln weiter entfernt, oft tiefer in die Dorsallamelle eingesenkt liegen und überdies durch bedeutendere Stärke ausgezeichnet sein können. Manchmal begrenzen sie den grossen dorsalen Blutsinus und dürften dann für die Fortbewegung des Blutes in dieser Region nicht ohne Bedeutung sein (Fig. 9 u. 10, Taf. XIX, Textfig. 117, p. 488). Bei manchen Monascidien (*Ciona*) haben diese ziemlich zahlreich auftretenden Längsmuskelstränge, wenigstens zum Theil, noch eine andere Function. Da die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen in der Medianebene im Dorsalseptum sehr weit nach vorn aufsteigen, werden sie von einigen dieser Muskeln begleitet und umgeben. Es können daher deren rhythmische Contractionen sehr wohl dazu beitragen, die Fortbewegung der reifen Geschlechtszellen zu beschleunigen oder gar allein herbeizuführen (Fig. 8, Taf. XXII). Da, wo die ausführenden Canäle ganz oder grösstentheils der Leibeswand unmittelbar anliegen, scheinen die nächst benachbarten Längsstränge des Hautmuskelschlauchs diese Function zu übernehmen (*Clavelina*, Textfig. 136). Ganz verschieden von diesen durch Mesenchymzellen gebildeten Muskeln sind natürlich die Fibrillen, die bei einigen Ascidien im Oviduct auftreten, und die von den Wandzellen dieses Canals selbst ausgeschieden werden (vgl. Fig. 7, Taf. XXVI).

Der Darm entbehrt, wie oben ausgeführt worden ist, eines besonderen Muskelbelags, und im Wesentlichen ist es die Flimmerbekleidung der Darmepithelien, die die Fortschaffung der Nahrung und der Fäces bewirkt. Das hindert nicht, dass da und dort gelegentlich mesodermale Muskelzellen an den Verdauungstractus sich ansetzen und in demselben Sinne thätig sind. Doch habe ich eine Regelmässigkeit oder Gesetzmässigkeit im Auftreten und in der Vertheilung dieser Muskeln nirgend in den Beschreibungen betont gefunden und auch selbst nicht festgestellt. Häufiger dürfte aber vielleicht ein besonderer Ringmuskel in der nächsten Nähe des Afters vorkommen, der entweder als vollkommener Sphincter ani den Enddarm an der betreffenden Stelle reifenförmig umgiebt, oder nur unvollständig halbkreisförmig oder bogenförmig ausgebildet ist. Zuweilen

Fig. 132.



Medianer Längsschnitt durch die Afterregion einer *Ciona intestinalis*. $^{35}/_{1}$. *A* Aus demselben Schnitt der Sphincter und das benachbarte Cloakenepithel bei stärkerer Vergrösserung. $^{305}/_{1}$.

a = Afteröffnung; *cl* = Cloake; *ec* = Ektodermales Epithel der Cloakenhöhle; *r* = Rectum; *rm* = Ringmuskelzüge, den Sphincter ani bildend.

finden sich selbst bei kleinen Synascidien (*Fragaroides aurantiacum*), ähnlich wie in den Siphonen, mehrere Ringmuskelzüge vor, die aus einer ansehnlichen Zahl Fibrillen sich zusammensetzen. Andererseits ist der Sphincter ani oft auch bei muskelreichen, grossen Monascidien relativ schwach oder auch nur unvollständig entwickelt. (Textfig. 132). Die Herkunft der Analmuskeln dürfte wohl nicht überall dieselbe sein, denn je nach ihrer Lage scheinen sie entweder auf den Hautmuskelschlauch oder auf die Kiemenmuskeln zurückführbar zu sein.

Hin und wieder habe ich bei einigen *Molgula* und anderen grossen Monascidien (*Ciona*) feine Muskelfaserstränge in dem Bindegewebe beobachtet, das das Pericard umgiebt, wie das bereits oben (p. 518) angedeutet worden ist. Diese Muskelzellen haben den gleichen Ursprung

wie die contractilen Elemente, die sich an den grossen Blutgefässen entwickeln und bereits an früherer Stelle (p. 532) behandelt worden sind. Diese mit dem Blutgefässsystem im Zusammenhang stehenden Muskeln lassen sich kaum auf abgesprengte, dislocirte Theile der allgemeinen Leibesmuskulatur zurückführen, sondern es handelt sich um Neubildungen, die dadurch entstanden sind, dass bestimmte in der Tiefe liegende Mesenchymzellen und Zellengruppen selbstständig zu Muskelgewebe sich differenzirt haben.

XII. Die Niere.

Die vergleichend anatomische Betrachtung des Excretionsorgans der Ascidien lehrt uns eine ganz continuirliche Reihe verschiedener Ausbildungsstufen kennen; die Reihe beginnt mit sehr einfachen, primitiven Stadien und schliesst mit einem complicirten, umfangreichen Nierenorgan ab, wie es die Molguliden entwickeln. Bei sehr zahlreichen Ascidien, namentlich bei den Synascidien, aber auch bei vielen Monascidien, sind Excretionsorgane bisher überhaupt noch nicht nachgewiesen worden. Es ist aber kaum sehr wahrscheinlich, dass sie in der That gänzlich fehlen möchten; viel eher dürfte es der Fall sein, dass die Organe hier erst auf der primitivsten Ausbildungsstufe stehen, auf der sie, weil schwer erkennbar, sich bisher der Beobachtung entzogen haben.

a. Im einfachsten Fall besteht noch kein besonderes, scharf umschriebenes Nierenorgan, sondern es finden sich nur in der primären Leibeshöhle, mehr oder minder zahlreich, einzelne Nierenzellen. Sie liegen, wo sie nachgewiesen werden konnten (*Botryllus*, *Botrylloides*, *Polycyclus*), stets im Bereich der Darmschlinge, zumeist dem Entoderm dicht benachbart. Von den anderen Mesenchymzellen unterscheiden sie sich gewöhnlich ziemlich deutlich; sie sind fast immer allseitig abgerundet, zuweilen fast kugelförmig und führen im Plasma bräunlich glänzende Körnchen, die als Harnconcremente gedeutet wurden und wahrscheinlich aus kohlensauren und harnsauren Salzen bestehen dürften (Dahlgrün). Ist diese Ansicht zutreffend, so müssen die Nierenzellen als eigenartig differenzirte Mesenchymelemente angesehen werden, die „die Fähigkeit erlangt haben, die dem Organismus schädlichen Harnsalze zu eliminiren und in ihrem Protoplasmaleibe anzusammeln“. Wenn wir uns erinnern, dass, wie oben (p. 556) mitgetheilt wurde, nach Krukenberg das organische Nährmaterial im Blut fast ausschliesslich von Zelle zu Zelle weitergegeben wird und nicht im Blutplasma gelöst ist, wird eine derartige Function gewisser, ursprünglich mit den Blutzellen identischer Elemente kaum unwahrscheinlich sein.

Auf der gleichen Ausbildungsstufe steht die Niere nach Dahlgrün auch bei der *Ciona*, denn auch hier konnten nur einzelne, dem Darm benachbarte, frei in der primären Leibeshöhle liegende Nierenzellen beobachtet werden. Allerdings fand Roule (1884) bei der gleichen Art

das Excretionsorgan vollkommener ausgebildet, denn er beschreibt es als eine dichte Ansammlung zahlreicher, zum Theil in vielen Schichten übereinander liegenden, orangefarbenen Mesenchymzellen, die namentlich den Endabschnitt des Vas deferens umgeben und niemals einzeln, durch Bindegewebe voneinander getrennt, vorkommen. Wo die Zellen nur in einer Schicht nebeneinander liegen, sind sie ungefähr cubisch, wo sie zahlreicher sich finden, erscheinen sie durch den gegenseitigen Druck polyedrisch geformt. Alle Zellen enthalten sehr kleine Granulationen und sind aus Blutzellen hervorgegangen, die sich an den betreffenden Stellen festgesetzt haben. Diese Zellen sollen alle charakteristischen Reactionen der Harnsäure oder der harnsauren Salze, der Oxalate und Phosphate, aufweisen, und sie entnehmen diese Stoffe dem Blute, das in den den Nierenzellen benachbarten Sinus strömt. Andererseits scheiden die Nierenzellen diese Substanzen wieder aus, und Roule glaubt, dass dieser Vorgang einem einfachen osmotischen zu vergleichen sei, indem die zur Excretion bestimmten Stoffe durch die dünne Wand des Samenleiters hindurch diffundiren und durch die männlichen Geschlechtsöffnungen in die Cloake gelangen. „Les phénomènes de diffusion sont ainsi facilement effectués, et les corps excrétés, qui passent du sang dans l'intérieur des prolongements cylindriques, sortent dans la cavité péribranchiale par les pores de ces cylindres."

Die Darstellungen, die die beiden Autoren von der *Ciona*-Niere gegeben haben, unterscheiden sich viel tiefer, als es vielleicht auf den ersten Anblick scheint, und zwar ist besonders der Unterschied im physiologischen Verhalten der Nierenzellen bemerkenswerth. Nach Roule scheidet die Niere der *Ciona* die Harnsubstanzen thatsächlich aus; der Vorgang vollzieht sich allerdings in etwas eigenartiger Weise, aber immerhin verlassen die betreffenden Stoffwechselproducte das Organ und füglich auch den ganzen Körper. Nach den Beobachtungen Dahlgrün's ist das nicht der Fall, denn die Harnconcremente bleiben in den Nierenzellen abgelagert und können aus diesen nicht nach aussen entfernt werden, weil die Zellen von Bindegewebe und Blut allseitig umgeben sind.

b. Wenn auch bei den Botrylliden fast alle Nierenzellen einzeln und isolirt liegen, finden sich doch auch hin und wieder kleinere Gruppen von zwei und drei oder vielleicht auch mehr Elementen, die dicht aneinander gepresst erscheinen und durch keine bindegewebige Zwischensubstanz getrennt sind. Solche Gruppen leiten zu der zweiten Ausbildungsstufe des Excretionsorgans hinüber, das nach Herdman (1886) bei den Synascidien ziemlich häufig vorzukommen scheint. Dem Intestinum liegt hier oft eine einheitliche mesodermale Zellgruppe dicht an, die gewöhnlich durch eine gelblichgrüne Färbung von den benachbarten Zellen sich unterscheidet und aus Nierenzellen sich zusammensetzt. Allerdings stellt Herdman die Deutung dieser „mass of a glandular nature" als Niere nur als sehr wahrscheinlich und nicht als unbedingt sicher hin, denn er betont ausdrücklich, dass das Organ „is in all

probability of a renal nature, and corresponds to the renal vesicles found in many simple Ascidians".

Die Vervollkommnung eines solchen Organs gegenüber der ersten Ausbildungsstufe besteht, wie leicht einzusehen, darin, dass hier alle gleichartig functionirenden Zellen nicht mehr über weite Körperregionen zerstreut, sondern zur Bildung eines einheitlichen, von den Nachbargeweben scharf abgegrenzten Körpers zusammengetreten sind. Wie oben erwähnt wurde, soll nach Roule das Gleiche auch bei *Ciona* bereits eingetreten sein, und dann müsste diese Gattung bezüglich des Verhaltens ihres Excretionsorgans hierher gerechnet werden. Wahrscheinlich aber werden bei so manchen Synascidien nicht nur eine einzige Nierenzellmasse sondern mehrere getrennte grössere dem Darm benachbarte vorhanden sein.

c. Auf der dritten Stufe besteht das Excretionsorgan aus einer grösseren oder geringeren Zahl wohl abgegrenzter, einzelner Bläschen, die alle zum Theil von Bindegewebe, zum Theil auch direct von Blutbahnen umgeben werden, wie denn überhaupt ein reiches Sinussystem zwischen den Nierenbläschen sich ausbreitet. Unter den Ascidiinen finden sich solche Organe ganz allgemein bei den Gattungen *Phallusia, Ascidia, Ascidiella,* aber auch den Cynthien fehlen sie nicht ganz, denn sie wurden neuerdings bei *Cynthia dura* nachgewiesen (Dahlgrün) und dürften wohl noch bei manchen anderen vorhanden sein. Vermuthlich haben sich die Nierenorgane in diesen beiden Familien selbstständig und unabhängig voneinander von ähnlichen Anfangsstadien aus, wie wir sie bisher kennen gelernt haben, weitergebildet. Die Nieren der verschiedenen Ascidien, die diesen dritten Bautypus darstellen, zeigen selbst wieder untereinander gewisse Verschiedenheiten, die uns beweisen, dass eine allmähliche phylogenetische Weiterbildung stattgefunden hat, und dass nicht von allen Arten bisher das gleiche Endstadium erreicht worden ist.

Die Excretionsorgane liegen fast immer in der nächsten Nachbarschaft des Darmcanals, gewöhnlich in das Bindegewebe eingebettet, das sich zwischen den Darmschenkeln ausbreitet und das manche Autoren kaum mit Recht als äussere Darmwand bezeichnet haben. In der Umgebung des Oesophagus und Rectums beobachtet man sie in der Regel nicht. Bei der Gattung *Ascidiella* finden sie sich dagegen auch auf der linken Körperseite in der Leibeswand, und gelegentlich, namentlich bei kleinen Formen, steigen sie hier weit nach vorn auf, bis in den Ingestionssipho hinein. Die linke Leibeswand wird dadurch beträchtlich dicker als die rechte. Bei *Cynthia dura* fehlen die Nierenbläschen in der Umgebung des Darmes und liegen nur in den Leibeswandungen, links und rechts neben und zwischen den Geschlechtsorganen.

Die Zahl der Nierenbläschen zeigt sehr erhebliche individuelle Schwankungen. In grossen und alten Thieren ist sie grösser als in kleinen jungen, denn zeitlebens erfolgt eine Neubildung von Bläschen

aus indifferenten Zellen des Bindegewebes. In grossen Phallusien zählt man wohl viele Hundert, weniger bei *Ascidia mentula,* und noch geringer ist die Anzahl bei der *Ascidiella cristata*; ich bin aber ausser Stande, bestimmtere Zahlen anzugeben. *Cynthia dura* scheint nur einige Dutzend Nierenbläschen zu besitzen.

Die Gestalt der einzelnen Bläschen ist recht verschieden, selbst in ein und demselben Thier. Im Allgemeinen herrschen allseitig abgerundete, eiförmige und selbst kugelähnliche Formen vor; zuweilen aber strecken sich die Bläschen in einer Richtung sehr erheblich, so dass sie fast schlauchartig werden (an einzelnen Stellen bei *Cynthia*, *Phallusia* etc.), und häufig erscheinen sie mehr oder minder unregelmässig ein- und ausgebuchtet oder polyedrisch. Wo sie dicht nebeneinander liegen, wird, bei dem zeitlebens vor sich gehenden Wachsthum des Organs, die Gestalt der Bläschen durch den gegenseitigen Druck in erheblicher Weise beeinflusst. Auch die benachbarten Organe, so namentlich die Geschlechtsorgane, verhindern zuweilen, dass eine gleichmässige Ausbildung der Nierenblasen nach allen Seiten hin erfolgt (*Phallusia*, Fig. 15, Taf. XXV). Dazu kommt noch, dass bei der Conservirung sehr leicht Schrumpfungen eintreten; bei Anwendung ungeeigneter Reagentien sind diese so erheblich, dass die normale Gestalt gänzlich verzerrt erscheint.

Auch die Grösse der Bläschen erweist sich in einem Organ recht verschieden; es folgt das schon daraus, dass neue Gebilde immer wieder entstehen und erst allmählich ihre volle Ausdehnung erlangen. Zuweilen liegen die jüngsten Bläschen immer nur vor den älteren, und dann beobachtet man von vorn nach hinten, d. h. vom Rectum nach dem Magen zu, eine regelmässige Alters- und Grössenfolge (Kupffer). Aber auch die ganz entwickelten und kaum noch weiter wachsenden Nierenbläschen zeigen beträchtliche Grössenunterschiede. Am kleinsten sind sie im Allgemeinen bei den kleinen *Ascidiella*, bei denen sie häufig nicht mehr als 0,2 mm messen; etwas grösser sind sie bei *Ascidia mentula* und noch bedeutender bei *Phallusia mammillata*, in der man viele findet, die 0,6—0,8 mm im Durchmesser zeigen. Bei *Ascidia pustulosa* Ald. u. Hanc. (= *Ascidiella aspersa* O. F. M.?) werden manche Bläschen reichlich 1 mm lang (Kupffer), und diese Dimension dürften auch die längsten Schläuche der *Cynthia* nicht viel übertreffen, während sie bei *Microcosmus* über 2 mm betragen (Fig. 11, Taf. XXV).

Der Bau der Nierenbläschen ist überall im Wesentlichen der gleiche, denn stets stellt die Wand ein einschichtiges, in der Regel nur mässig dickes (*Ascidia mentula*), zuweilen (*Ascidiella cristata*) ziemlich dünnes und flaches Epithel dar. Im einfachsten Fall sind alle Wandzellen durchaus gleichartig, zuweilen aber erweisen sich die Zellen an den verschiedenen Stellen der Blase verschieden differenzirt, indem sie, wenn wohl auch alle in der gleichen Weise als Nierenzellen thätig, in Form und Grösse sich unterscheiden und namentlich in ihrer Dicke um mehr

als das Doppelte variiren (*Ascidiella cristata*, Fig. 13, Taf. XXV). Die feineren Unterschiede im Bau der Nierenzellen der verschiedenen Arten liegen ausser dem Bereich dieser Darstellung, und nur auf das Eine sei hier hingewiesen, dass sich Verschiedenheiten in Bezug auf die Bildung von Concretionen finden. Die Nierenzellen der auf niederer Ausbildungsstufe stehenden Excretionsorgane enthielten sämmtlich mehr oder minder zahlreiche Concrementkörner; bei den Elementen der Nierenbläschen ist das nicht mehr immer der Fall. Bei *Cynthia* und *Microcosmus* beobachtet man zwar noch dunkle und färbbare Körner im Zellplasma, sie bleiben aber hier nicht liegen, sondern werden nach und nach sämmtlich an die innere Wand gebracht, um hier feine Krystallstäbchen zu bilden, die sich ablösen und in das Lumen der Bläschen fallen. Bei *Phallusia* kommen nur noch in vereinzelten Zellen der Nierenbläschen solche Körner vor, die am inneren Rand zur Bildung von kurzen Stäbchen zusammentreten; die meisten Elemente bilden keine festen Einschlüsse mehr, und das Gleiche ist auch überall bei *Ascidiella cristata* und *Ascidia mentula* der Fall.

Das Lumen eines jeden Nierenbläschens enthält meistens einen grösseren Concrementkörper, dessen Bildungsweise von der Beschaffenheit der Nierenzellen abhängig ist. Wo von diesen nur krystallinische Stäbchen ausgeschieden werden, verwandeln sich diese im Lumen allmählich in eine amorphe Substanz, die sich in mehr oder minder regelmässigen, concentrischen Schichten ansammelt, während peripher zeitlebens immer neue Stäbchen sich anlegen.*)

Bei *Phallusia* tritt die Bedeutung der festen Stäbchen für die Bildung der Harnconcremente im Blasenlumen bereits sehr zurück, und bei den oben erwähnten anderen Ascidiiden werden festgeformte Substanzen von den Zellen überhaupt nicht mehr ausgeschieden, sondern nur flüssige Excrete geliefert (Dahlgrün). Durch die chemische Umänderung dieser in den Blasenhöhlen sich ansammelnden Massen entstehen die festen Harnconcretionen, und da die Wandzellen zeitlebens secerniren, bilden sich um den alten, zuerst fest gewordenen Kern immer neue Schichten aus. So erklärt sich die fast überall mehr oder minder deutlich hervortretende concentrische Schichtung der festen Concretionen.

Die in den Blasen liegenden Harnconcremente sind in Grösse, Form und Farbe sehr verschieden. Die Grössenunterschiede der in einem Organ vorkommenden Harnsteine erklären sich zum grossen Theil aus Altersunterschieden. Auch dürften im Allgemeinen in grösseren Bläschen auch grössere Steine sich finden, und es lassen sich daher bei den ver-

*) Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass hier, so wie in allen Fällen, in denen von der Bläschenwand sich ablösende Stäbchen beobachtet worden sind, gleichzeitig auch ein flüssiges Secret abgesondert wird, dass die Krystallstäbchen miteinander verkittet, nachdem sie ins Lumen gelangt sind und mit dem Aufbau des Harnsteins begonnen haben.

schiedenen Arten und Gattungen ähnliche Grössenverschiedenheiten wie der Bläschen, so auch der Concretionen wahrnehmen.

Ebenso wechselnd wie die Grösse, ist die Gestalt. Wenn auch fast immer eine concentrische Schichtung besteht, so sind dennoch die Steine nur in seltenen Fällen allseitig gleichmässig abgerundet, kugelähnlich oder eiförmig (*Ascidiella scabra*). Zumeist sind sie sehr unregelmässig geformt, da und dort springen in der Regel scharfe Ecken und Kanten vor. Manchmal, aber nicht constant an allen Stellen desselben Organs, erblickt man Concretionen, die an gewisse Schneckengehäuse erinnern, und mehrere dieser mikroskopisch kleinen Gebilde können sich zu unregelmässigen Ballen zusammenlegen und fest miteinander verkleben (*Ascidiella cristata*). Die in den verschiedenen Bläschen eines Organs abgelagerten Harnsteine können in ihrer Form zuweilen recht auffallend sich unterscheiden.

Auch die Farbe der Concretionen ist recht verschieden. Selten sind die Steine farblos, weiss; in den meisten Fällen erscheinen sie braun, in verschiedenen helleren oder dunkleren Schattirungen. Manchmal beobachtet man ein ausgesprochenes Gelbbraun, seltener ein deutlicheres Gelb oder Roth. Nach Roule (1884) sollen bei *Ascidiella scabra* und *As. lutaria* gleichzeitig gelbe und rothe Concretionen vorkommen, die bei ganz schwachen Vergrösserungen als winzige, farbige Fleckchen hervortreten.

Manchmal sind die Concretionen, wenn sie in der Zwei- oder Mehrzahl in einem Bläschen auftreten, recht verschieden voneinander, und zwar unterscheiden sie sich dann oft nicht nur durch die Gestalt, sondern auch durch andere Merkmale. So kommen z. B. bei *Ascidia meridionalis* neben der glänzenden gelbbraunen Concretion, die meist einen besonderen, dunkelbraunen Centraltheil erkennen lässt, in zahlreichen Nierenbläschen noch mehrere helle, rosettenförmige Krystalle vor, die Herdman (1882), allerdings nicht ohne jeden Vorbehalt, als Harnablagerungen deutete, denn möglicherweise seien sie erst nach dem Tode entstandene Ausscheidungen oder Kunstproducte.

d. Die vollendetste Ausbildung erfährt das Excretionsorgan der Ascidien bei den Molguliden. Statt der zahlreichen Bläschen findet sich hier ein grosser Nierensack, der den Harn ausscheidet und in seinem Lumen in Form von festen Concrementen aufspeichert. Die Molgulidenniere wurde zuerst von P. J. Van Beneden (1846) bei *Molgula ampulloides* beobachtet und im Wesentlichen, soweit es sich um die gröberen anatomischen Verhältnisse handelte, richtig dargestellt. Die physiologische Bedeutung des Organs hat er aber nicht erkannt; er bezeichnet die Niere als ein „organe indéterminé“ oder „organe énigmatique“. Nachdem Krohn (1852) bei Embryonen der Ascidiiden (*Phallusia mammillata*) eine ähnliche Blase, in deren Nachbarschaft später noch viele andere entstehen, beobachtet und mit einiger Wahrscheinlichkeit als Niere in Anspruch genommen hatte, lag die gleiche Deutung für die Molguliden

nahe. In der That wiesen auch Kupffer (1872), Lacaze-Duthiers (1874)*) und Giard (1872) diese Auffassung als zutreffend nach, und heute ist sie allgemein anerkannt, trotzdem der Mangel eines ausführenden Canals, den man mit der Bedeutung des Organs als Niere früher unvereinbar fand, überall zweifellos festgestellt ist.

Der Nierensack der Molguliden liegt stets auf der rechten Körperseite, zuweilen ist er allerdings mehr oder minder auffallend nach der Dorsalseite zu verschoben (*Gamaster*, *Eugyra*). So weit ich sehe, kommen nur bei *Rhizomolgula arenaria* zwei Nierensäcke vor, auf jeder Seite einer. Die Säckchen sind hier verhältnissmässig klein, länglich, aber ziemlich unregelmässig geformt und liegen der Leibeswand dicht an (Ritter). Die Lagebeziehungen des Excretionsorgans zu den benachbarten Geschlechtsorganen und zum Herzen scheinen überall fest bestimmt und nur wenig veränderlich zu sein, zum Geschlechtsorgan natürlich nur da, wo dieses, wie es ja zumeist der Fall ist, auch auf der rechten Körperseite und nicht nur einseitig links entwickelt ist (vgl. Fig. 8 u. 9, Taf. XXXVI). Besonders innig ist die Beziehung der Niere zum Herzen (Textfig. 133). Das hat bereits Van Beneden bei der *Molgula ampulloides* beobachtet, bei der er eine ziemlich feste Verwachsung zwischen beiden Organen constatirte. Bei *Lithonephria* ist die Niere auf ihrer äusseren Seite zum Theil vom Herzen überdeckt, und der Herzspalt, die Umschlagsstelle des Pericards in das Myocard, liegt der äusseren Nierenwand so dicht an, dass diese nach Art eines Epicards den Verschluss besorgt (Julin).

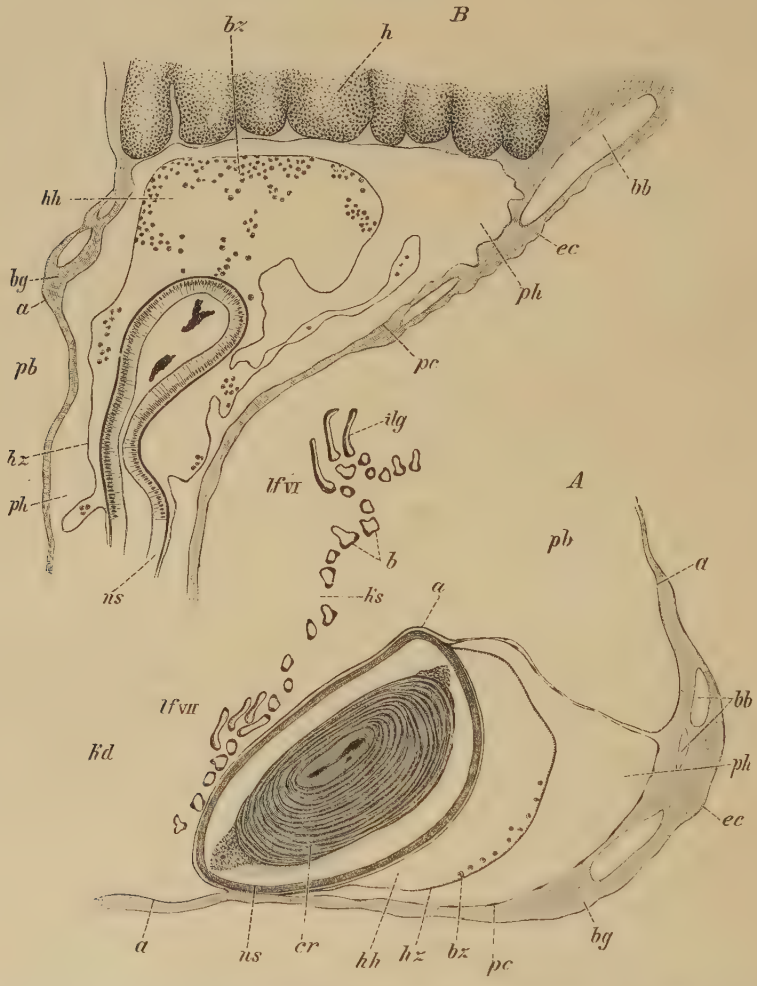
Die Gestalt des Nierensackes zeigt keine erheblichen Verschiedenheiten; sie ist im Allgemeinen eine bohnen- oder wurstförmige. Manchmal ist das Organ nur sehr wenig gekrümmt, fast cylindrisch (*Molgula ampulloides*, *M. roscovita*), zuweilen fast hufeisenförmig gestaltet (*Stomatropa villosa*). Die concave Fläche scheint immer nach vorn gerichtet zu sein, meist gleichzeitig ein wenig ventral zu, seltener vielleicht (*Ctenicella tumulus*) stärker dorsal zu gekehrt. Im Querschnitt erscheint der Nierensack gewöhnlich rundlich, manchmal fast kreisförmig; stärker unregelmässige Formen dürften wohl zumeist durch die Conservirung und Präparation hervorgerufen worden sein.

Die Grösse ist stets eine verhältnissmässig bedeutende, so dass die Nierensäcke überall mit blossem Auge wahrgenommen werden können. Im Allgemeinen haben grössere Thiere auch einen grösseren Nierensack, obwohl ein bestimmtes Grössenverhältniss, das übrigens durch individuelle Variationen erheblich gestört werden kann, immer nur innerhalb einer Species besteht. *Molgula pulchra* Michaelsen wird nur 15 mm gross, ihr Nierensack wächst bis auf 5 mm Länge und 1,5 mm Breite heran.

*) Lacaze-Duthiers hebt in seiner grossen Molguliden-Arbeit (1874, p. 312) besonders hervor, dass er bereits in seinen Vorlesungen in den Jahren 1868 und 1869 die Nieren der *Molgula* ausführlich behandelt hätte.

In einer etwa 3 cm langen *Ctenicella tumulus* ist die Niere fast 1,5 cm gross, in einer kaum 2,5 cm grossen *Astropera sabulosa* misst sie über 1 cm. Bei den grossen Molguliden erreicht sie eine erhebliche Ausdehnung. Eine *Ctenicella rugosa* von 15 cm besass eine 8 cm lange,

Fig. 133.



A Stück aus einem frontalen Längsschnitt durch *Molgula nana;* der Nierensack, Herz und Pericard sind quer durchschnitten. $^{85}/_{1}$.

B Dieselbe Region von *Molgula occulta;* der sehr weit nach hinten reichende Hinterabschnitt des hier stark collabirten Nierensackes ist nicht eingezeichnet, und ebenso fehlt der diesen begleitende Theil der Herz- und Pericardialwand. $^{50}/_{1}$.

a = Aussenwand der Peribranchialräume; *b* = Innenwand des Peribranchialraums, Aussenepithel der Kieme; *bb* = Blutbahnen; *bg* = Bindegewebe; *bz* = Blutzellen in der Herzhöhle; *cr* = Concretionsstab im Nierensack; *ec* = ektodermales Hautepithel; *h* = Hodenbläschen; *hh* = Herzhöhle; *hz* = Herzwand; *ilg* = innere Längsgefässe des Kiemendarms; *kd* = Kiemendarmhöhle; *ks* = Kiemenspalten; *lf VI* u. *lf VII* = 6. u. 7. Leitfalte der Kieme; *ns* = Nierensack; *pb* = Peribranchialräume; *pc* = Pericardialwand; *ph* = Pericardialhöhle.

2 cm dicke Niere, und die *Stomatropa villosa*, die selbst 20 cm Länge erreicht, hat einen 12 cm langen, 2 cm dicken Nierensack (Pizon).

In seinem Bau gleicht der Nierensack der Molguliden in hohem Masse den kleineren Bläschen der Cynthien. Seine Wand besteht aus einem einschichtigen cylindrischen Epithel, dessen Elemente an allen Stellen im Wesentlichen die gleiche Beschaffenheit zeigen, wenngleich sie auch an den beiden Enden des Organs in der Regel an Höhe mehr oder minder abnehmen. Diese Wandzellen sind Nierenzellen, und in ihnen entstehen, zunächst in der Nachbarschaft und wahrscheinlich unter Betheiligung des Kernes, Vacuolen, die anfänglich eine klare Flüssigkeit enthalten. In dieser werden die runden oder stäbchenförmigen oder unregelmässig geformten, mikroskopisch kleinen, festen Concretionen ausgefällt und dann nach den inneren Zellenden zu geschafft. Hier lösen sie sich in grösseren, zusammenhängenden Schichten gleichzeitig mit den Randpartien des Epithels ab und fallen in die Höhlung des Nierensackes hinein, um dann die festen Harnconcretionen allmählich zu bilden. An der Aussenseite dieses einschichtigen Drüsenzellsackes liegt häufig eine besonders zähe und resistente Bindegewebsschicht, durch welche das ganze Organ umhüllt wird und erheblich an Festigkeit gewinnt.

Im Inneren des Nierensackes findet sich häufig in der wasserklaren Flüssigkeit nur ein einziges, besonders grosses Concrement (*Molgula occulta*, *Lithonephria eugyranda*), oft aber sind sehr zahlreiche kleine vorhanden, die nur ganz lose im Harnsacke liegen, „und wenn man die *Molgula* hin und her senkt, so fallen auch die Concremente auf die entsprechende Seite, wie Sand in einem mit Wasser gefüllten Gefässe". In Uebereinstimmung mit der eben geschilderten Genese sind die Harnsteine immer mehr oder weniger deutlich concentrisch geschichtet. Am deutlichsten ist das der Fall, wenn nur ein oder wenige grosse stäbchenförmige Concremente den Sack erfüllen (Fig. 14, Taf. XXV), aber auch in den massigen und klumpigen, die am verbreitetsten vorkommen, besteht diese Schichtung. Im Centrum findet sich ein festerer Kern, die peripheren, jüngeren Theile sind weicher und zeigen ein körniges Gefüge. Im Einzelnen erweisen sich aber der Bau und die Zusammensetzung der Concremente, auch die der Stäbe, recht verwickelt und bei den verschiedenen Formen variabel. In einem Nierensack können verschieden grosse und verschieden gestaltete Harnsteine nebeneinander vorkommen.

Die Farbe der Harnconcretionen ist fast immer ein helleres oder dunkleres Braun. Manchmal herrscht ein gelblicher Ton vor (*Ctenicella rugosa*, *Molgula nana*), oder ein grünlicher; zuweilen auch ein mehr oder minder ausgesprochen rother (*Molgula macrosiphonica*). Hin und wieder sind die Nierensteine eines Thieres verschieden gefärbt; so sind z. B. bei *Ctenicella Lebruni* die einen grau, die andern schwarz, und bei *M. macrosiphonica* wechselt die Farbe zwischen Gelb und Schwarzbraun in allen Tönen. Auch kann die Färbung derselben Concretionen zu verschiedenen Zeiten verschieden sein. Bei *Molgula occulta* z. B. sind die

jungen Harnconcrementstäbe weich und braungelb, die alter Thiere hart und fast schwarz.

Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, dass nach Roule bei *Ascidiella scabra* die festen Harnablagerungen gelegentlich auch frei im Bindegewebe liegend angetroffen werden können. Es sei das, wie der französische Forscher meint, so zu erklären, dass die in den Nierenzellen gebildeten Harnconcretionen nach der äusseren Seite der Bläschen hin statt nach der inneren transportirt und abgeschieden werden. Man könnte vielleicht auch an einen Schwund älterer Nierenbläschen denken, während die Concretionen längere Zeit erhalten bleiben. Uebrigens scheinen andere Autoren solche freie Harnsteine nicht beobachtet zu haben.

Wenn wir die Molgulidenniere als die vollkommenste Form des Excretionsorgans der Ascidien betrachten, so vergleichen wir ihre Leistung nicht nur der eines Nierenbläschens der Ascidiiden, sondern der Gesammtheit dieser. Damit ist nicht gesagt, dass der grosse Nierensack phylogenetisch aus der nachträglichen Verschmelzung zahlreicher ursprünglich getrennten kleineren Bläschen hervorgegangen sein müsse. Im Gegentheil wird eine solche Annahme durch die Thatsachen der Ontogenie nicht gestützt oder nahe gelegt. Vielmehr dürfte es wahrscheinlicher sein, dass die phylogenetische Entwickelung des Nierenorgans sowohl bei Ascidiiden und Cynthien als bei Molguliden einen selbstständigen Weg eingeschlagen hat. Dann müssten wir einerseits die sich aus zahlreichen Bläschen zusammensetzenden Excretionsorgane andererseits die grossen Nierensäcke von ähnlichen Bildungen ableiten, wie wir sie oben auf der zweiten oder vielleicht auch auf der ersten Ausbildungsstufe kennen gelernt haben. Es darf aber nicht verschwiegen werden, dass die neuesten Beobachtungen Julin's (1899) über die Embryonalentwickelung der Molgulidenniere sich nicht leicht mit der phylogenetischen Entstehung des Nierensackes aus zahlreichen einzelnen oder Gruppen von mesodermalen Nierenzellen vereinbaren lassen. Denn bei *Lithonephria cugyranda* soll sich das gesammte Excretionsorgan aus einer frühzeitig im Embryo auftretenden Entodermausstülpung bilden, die in der Nähe der Stelle sich zeigt, an welcher etwas später Herz und Pericard entstehen.

e. Erst die Untersuchung des Chemismus des hier behandelten Organs hat seine physiologische Bedeutung als Niere klargestellt. Die älteren Beobachter stellten vornehmlich die Murexidprobe an. Bei *Molgula macrosiphonica* konnte Kupffer (1872) zuerst kein positives Ergebniss erhalten, wohl aber bei *Ascidia complanata* Fabr. In verdünnter Salpetersäure lösten sich die Concremente rasch vollständig auf. Der bei langsamer Verdampfung im Uhrschälchen zurückbleibende Fleck war ziemlich farblos, röthete sich aber, wenn auch nicht sehr intensiv, so doch zweifellos über Ammoniak. Die Harnconcretionen der *Ascidia meridionalis* lösen sich leicht in Salzsäure (Herdman). Später hat

Kupffer (1874) gefunden, dass auch die Concretionen der *Molgula macrosiphonica* deutliche Murexidreaction geben. Uebereinstimmende Ergebnisse erhielten auch Lacaze-Duthiers, Giard und Roule.

Viel befriedigender klärten die späteren Untersuchungen Kowalevsky's (1889) die Function und Bedeutung der Ascidienniere auf. Sie beziehen sich auf *Ascidia mentula* und eine nicht näher bestimmte *Molgula* des Schwarzen Meeres. Wird der Ascidie „Indigocarmin eingespritzt, so lagern sich in den Secretbläschen um die schon vorhandenen Concremente Krystalle des Indigocarmins ab, ganz in der Weise, wie sich dieselben bei den Mollusken um die Concremente des Bojanus'schen Organs ablagern". „Wird der *Molgula* Indigocarmin + Carmin eingeführt, so wird der Indigocarmin von den Wandungen des Harnsackes aufgenommen und abgeschieden, in demselben Lumen, wo die Concremente liegen. — Die Art der Carminabscheidung konnte ich nicht bestimmen." Aus diesen Versuchen ergab sich der Schluss, dass die Ascidienniere den Harncanälchen der Wirbelthierniere physiologisch entspricht und sich nur aus alkalisch reagirenden Zellen zusammensetzt. Es ist ja vielleicht nicht unwahrscheinlich, dass auch die Ascidien, so wie viele andere Wirbellosen, noch eine zweite, sauer reagirende Nierenpartie besitzen, die den Malpighi'schen Körperchen der Vertebratenniere zu vergleichen ist und die Ausscheidung des Carmins besorgen könnte. Indessen ist dieses Gebilde bisher nicht aufgefunden worden, und im Besonderen die Ansicht Van Beneden's, dass die Neuraldrüse ein zweites Nierenorgan sei, hat sich nicht erweisen lassen, obwohl gerade Kowalevsky's Augenmerk darauf gerichtet war. Ich habe bereits oben (p. 316) diese Frage erörtert.

XIII. Die Geschlechtsorgane.

Kein anderes Organ des Ascidienkörpers zeigt bei den verschiedenen Arten, Gattungen und Familien ein so verschiedenes Verhalten, wie die Geschlechtsorgane. Entwickelungsgeschichtlich bildet sich stets der ganze Apparat aus Mesenchymzellen, und es ist bisher nicht gelungen, den Nachweis zu führen, dass es nur besonders prädestinirte Mesodermzellen sind, die zu Sexualorganen werden können. Im Gegentheil scheinen gewisse Thatsachen darauf hinzudeuten, dass jede beliebige embryonale, noch nicht in eigenartiger Weise differenzirte Zelle im Mesenchym die Fähigkeit hat, sich an der Bildung dieses Organs zu betheiligen, wenngleich nur diejenigen in der That diese Veränderung erfahren, die an bestimmten Stellen des Körpers sich fixirt haben. Bei den durch Knospung sich vermehrenden Synascidien entwickelt zuweilen das erste aus dem befruchteten Ei entstandene Thier, das Oozooit, überhaupt keine Geschlechtszellen, zeigt sogar nicht einmal die ersten Anlagen der Geschlechtsorgane, sondern bildet sich zurück, nachdem es nur ungeschlecht-

lich Knospen erzeugt hat. Zuweilen kommen auch noch nicht einmal in dieser zweiten, sondern erst in einer späteren Generation die Geschlechtsorgane zur Entwickelung, und zwar entstehen sie auch hier aus Zellen, die mit dem Blutstrom sich bewegten und von den anderen Elementen, die Blut- oder Bindegewebszellen bleiben, sich nicht unterscheiden liessen. So erklärt es sich, wenn allenthalben im Ascidienkörper, und gleichzeitig oft an den verschiedensten Stellen, Geschlechtsproducte zur Ausbildung gelangen können und vielleicht nur die vordersten Körperenden stets von ihnen frei bleiben, weil hier zu ihrer Entfaltung keine günstigen Bedingungen gegeben sind.

1. Die Zwitterdrüsen.

a. Der Bau der Zwittergonaden und deren Auflösung in Polycarps.

Mit Ausnahme weniger Arten, die weiter unten (p. 626 fg.) eingehender besprochen sind, sind alle Ascidien Zwitter. In der Regel entwickeln sich Ovarien und Hoden in der nächsten Nachbarschaft voneinander, zumeist so nah und innig verbunden, dass sie wie ein einheitliches Organ, als eine Zwitterdrüse erscheinen. Die genauere mikroskopische Untersuchung zeigt aber stets, dass in Wirklichkeit doch immer überall scharfe Grenzen zwischen dem männlichen und weiblichen Genitalorgan bestehen und dass auch jedes seinen besonderen Ausführungsgang besitzt. Dieser kann allerdings in manchen Fällen schwinden, dann bleibt aber dennoch die Trennung des männlichen und weiblichen Theils des Zwitterorgans bestehen, und niemals entwickelt sich ein gemeinsamer Ausführungsgang für Eier und Spermatozoen. Diese scharfe Sonderung ist um so bemerkenswerther, als entwickelungsgeschichtlich die ganze Zwitterdrüse aus einer einheitlichen Anlage hervorgeht. Zunächst ist diese eine winzige Gruppe von Mesenchymzellen, die sich bald in ein einschichtiges Bläschen verwandelt. Dieses theilt sich in zwei Abschnitte, die lange miteinander zusammenhängen, füglich sich aber gänzlich trennen, wenn sie auch in unmittelbarer Nachbarschaft nebeneinander liegen bleiben.

In gewissen Gruppen, sowohl unter den einfachen wie zusammengesetzten Ascidien, liegen aber Hoden und Ovarien mehr oder minder weit voneinander getrennt, zuweilen, wie z. B. in der Michaelsen'schen Gattung *Allococarpa*, die einen links, die andern rechts, und niemals erscheinen sie dann zu Zwitterdrüsen verbunden. Die vergleichend anatomische Betrachtung lehrt uns aber eine ganz continuirliche Reihe aller möglichen Zwischenstufen kennen, die einerseits zu typischen Zwitterdrüsen, zu eng miteinander verbundenen männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorganen, andererseits zu weit auseinander liegenden Hoden und Ovarien hinüberleiten.

Sind männliche und weibliche Drüsen zu einer Zwittergonade vereint, so ist die Anordnung und Gruppirung beider Theile bei den verschiedenen Arten und Gattungen eine sehr verschiedene. Finden sich in einem Thier mehrere Zwitterdrüsen, so gleichen sich diese stets in allen wesentlichen Zügen des Baues und im Besonderen in Bezug auf die Art und Weise, wie Hoden und Ovarien sich zum Zwitterorgane zusammenlegen, und die Unterschiede, die stets auftreten, beziehen sich auf Grösse, Form der Gonaden u. dgl. Eigenschaften. Auch die Verschiedenheiten der Geschlechtsdrüsen, die bei verschiedenen Individuen einer Art zu beobachten sind, dürften sich im Grossen und Ganzen nur in engeren Grenzen halten und sich auf die typische Form der Zusammensetzung der Zwittergonade aus Hoden- und Ovarialtheilen nicht erstrecken. Ganz ausnahmsweise mag das aber vielleicht doch der Fall sein, wenngleich ich geneigt sein möchte, die meisten derartigen Angaben früherer Autoren entweder auf irrthümliche Beobachtungen, oder darauf zurückzuführen, dass die untersuchten Ascidien falsch bestimmt und zwei Species für eine gehalten wurden. Es wird weiter unten auf einige solcher auffallenden, individuellen Verschiedenheiten der Geschlechtsorgane noch speciell verwiesen werden. Wenn aber auch der Bau der Zwitterdrüse für die Species recht constant und charakteristisch bleibt, so lässt sich doch andererseits leicht feststellen, dass innerhalb der grösseren Gruppen und häufig schon in den Gattungen sehr verschieden zusammengesetzte Zwittergonaden vorkommen können; und ebenso treten zuweilen ganz ähnliche Typen der Gruppirung von Hoden und Ovarien zum Zwitterorgan bei Arten auf, die im System weit voneinander entfernt stehen. Immerhin aber wird man in vielen Fällen die hohe systematische Bedeutung der Geschlechtsorgane uneingeschränkt anerkennen müssen.

a. Als die einfachsten Zwitterdrüsen gelten die, deren beide Theile zwar dicht nebeneinander liegen, aber doch so scharf abgegrenzt sind, dass sie sich bei sorgfältiger Präparation noch voneinander trennen lassen. Am leichtesten geschieht das, wenn Hoden und Ovarien, oder doch wenigstens die letzteren, compactere, ziemlich glattwandige Massen bilden. Das ist häufig bei Molguliden (z. B. *Molgula pyriformis*, Fig. 16, Taf. XXVI, *Ctenicella appendiculata*, *Ct. morgatae*, Fig. 19, Taf. XXVI) und auch zuweilen bei Ascidiiden der Fall. Bei diesen letzteren ist allerdings der Hoden oft sehr reich verzweigt, aber trotzdem gelingt es manchmal ganz leicht, den compacten Eierstock herauszuschälen (*Ciona intestinalis*). Auch bei vielen Molguliden liegt neben dem schlauchförmigen oder dichten traubenförmigen Ovarium ein mehr oder minder reich verzweigter Hoden (*Molgula solenota*, Fig. 15, *M. Bleizi*, Fig. 18, Taf. XXVI, *Eugyra arenosa* etc.), der sich aber zuweilen so innig mit jenem verbinden kann, dass eine Trennung beider ohne jede Verletzung sich kaum ausführen lässt.

Fester und inniger gestaltet sich die Vereinigung der Hoden und Ovarien zur Zwitterdrüse, wenn beide traubenförmig oder verzweigt, und

alle Einzeltheile miteinander verwachsen sind. Das tritt häufig bei Cynthien ein, und das gegenseitige Verhalten der männlichen und weiblichen Partien kann dann in den einzelnen Beeren der Geschlechtstraube ein recht verschiedenes sein. Die beiden Theile können entweder annähernd gleiche Ausdehnung haben und fest verbunden nebeneinander liegen, so dass die Hoden die eine, die Ovarien die andere Seite der Zwitterdrüse bilden (z. B. *Cynthia morus*), oder die Hodenläppchen breiten sich blattartig um die einzelnen Ovarialbläschen aus und beginnen, sie mehr oder minder vollständig zu umhüllen, so dass füglich nur die Mitte jeder Beere einer Gonadentraube von Eimaterial erfüllt wird, während peripher fast allenthalben Hodenmasse liegt. Doch dürfte diese Umwachsung wohl kaum jemals eine vollkommene sein, sondern stets scheint an bestimmten Stellen die weibliche Drüsensubstanz frei an die Oberfläche zu treten (vgl. für *Cynthia haustor* Textfig. 138, p. 641). Uebrigens verhalten sich in dieser Beziehung nicht alle Theile ein und derselben Zwittergonade ganz gleichartig, sondern es scheint die Menge des Hodenmaterials zu wechseln und sich dementsprechend entweder nur auf einer Seite des Ovarialbläschens auszubreiten, oder kappenförmig weiter vorzuschieben, so dass die Hodensubstanz auch auf die andere Seite hinübergreift. Die Abbildungen, die Lacaze-Duthiers und Delage vom Geschlechtsapparat der *Cynthia morus* gegeben haben, zeigen solche Verschiedenheiten.

Eine derartige Umwachsung des weiblichen Materials durch das männliche, wie sie eben für die einzelnen Theile einer Geschlechtstraube beschrieben wurde, tritt gelegentlich auch ein, wenn das Ovarium einen ziemlich glatten Schlauch darstellt; und die Folge ist dann, dass der ganze Eierstock central zu liegen kommt, während peripher die Hodenmasse liegt. In der Regel bedeckt die Hodenschicht das Ovarium nur sehr unvollkommen, indem sie sich, wie oben erwähnt wurde, nur auf einer Seite desselben ausbreitet. Bei *Molgula occulta* lagern die Hoden hauptsächlich an der Hinterwand des Eierstocks, erstrecken sich aber auch als eine dünnere, unvollkommene Schicht über seine äussere Wand und einen ganz kleinen Theil der inneren. Vielleicht noch etwas vollkommener ist die Umhüllung bei *Styela gyrosa* und besonders bei *St. canopoides*, bei der, wie Heller (1877) beschreibt, die Ovarialschläuche von kurzen, meist gelappten Hodenschläuchen rings umgeben sind, besonders aber am Hinterende. Das Gleiche berichtet Drasche (1884) für *Styela clava*, während die Abbildungen allerdings nur zwei das Eierstocksband begleitende Hodenstreifen erkennen lassen. Auch bei Ascidiiden (*Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*) kann das Ovarium mehr oder minder tief in die Hodenmasse eingesenkt sein.

Eine oft sehr weitgehende Ueberdeckung der Ovarien durch Hoden tritt bei manchen Molguliden ein, wenn in jeder Zwitterdrüse neben dem einheitlichen Eierstock zahlreiche getrennte oder zu einer Masse miteinander verwachsene Hoden vorkommen. Es wird weiter unten in dem

die Hodenzahl behandelnden Abschnitt noch näher ausgeführt werden, dass zuweilen am Ovarium eine umfangreiche männliche Drüsenmasse liegt, die zahlreichere Vasa deferentia entspringen lässt und wahrscheinlich ebenso vielen, ursprünglich gesonderten Hoden entspricht, als Ausführungscanäle vorhanden sind. Bei *Eugyriopsis Lacazei* Roule bildet diese Hodenmasse eine Platte, die mantelartig einen grossen Theil, und zwar namentlich die innere Seite, des Ovariums umhüllt (Fig. 17, Taf. XXVI), und ähnlich ist es bei *Ctenicella rugosa* und *Molgula simplex*, wie überhaupt vielfach bei den Molguliden die Ovarien mehr nach aussen, die Hoden mehr nach innen zu gelagert erscheinen. Viel vollständiger ist das Ovarium durch die zahlreichen, ziemlich scharf gesonderten Hoden bei *Molgula oculata* und *M. roscovita* umhüllt, wenngleich auch hier die männliche Substanz noch keinen vollständig geschlossenen, cylindrischen Mantel darstellt.

Ganz ähnlich wie diese zuletzt genannten *Molgula* verhält sich unter den Styelinen die *Styelopsis grossularia*. Die zahlreichen Hoden, die an dem einzigen, langen, schlauchförmigen Eierstock sitzen, umgeben, wenigstens zur Zeit der vollsten männlichen Geschlechtsreife, die weibliche Drüse an der Aussenseite, ventral und dorsal ziemlich vollständig, lassen aber stets an der inneren, dem Peribranchialraum zugekehrten Wand eine breite Zone frei, in der die Vasa deferentia verlaufen und die männlichen Geschlechtsöffnungen sich finden (Textfig. 141).

Eine ganz ähnliche Reihe von verschiedenen Formen der Zwitterdrüsen, die eine immer innigere Vereinigung der männlichen und weiblichen Theile aufweisen, lässt sich übrigens auch für die Ascidien zusammenstellen, die sehr zahlreiche Gonaden (sog. Polycarps) besitzen (Polystyelidae; *Polycarpa* und Verwandte). Diese Polycarps, die, wie weiter unten gezeigt werden soll, wahrscheinlich durch Auflösung grosser Gonadenschläuche entstanden sind, bestehen gewöhnlich aus einem compacten, ziemlich glattwandigen Ovarium, dem sehr verschieden geformte Hoden an- und aufliegen. Zuweilen sind die Hoden ebenfalls glatte Schläuche oder länglichrunde Körper, deren Läppchen so fest aneinander gepresst sind, dass die Oberfläche fast glatt erscheint (*Polyzoa pictonis*, Fig. 10, Taf. XXVI, und alle andern *Polyzoa* Michaelsen's, *Goodsiria coccinea* Cunn.). Zumeist aber liegen an dem Eierstock mehr oder minder reich verzweigte Hoden, die nach den in Fig. 9, Taf. XXVI und Textfig. 143 abgebildeten Typen gebaut sind. Vergrössern sich die Hoden, so liegen sie dann nicht nur einseitig der weiblichen Drüse auf, sondern sie umwachsen diese und dehnen sich auch auf die entgegengesetzte Seite aus. Der Eierstock erhält dadurch eine mehr centrale Lagerung (*Polycarpa tuberosa*, Fig. 13, Taf. XXVI, *P. rustica*). Uebrigens giebt es auch Polycarps mit verzweigten Ovarien (z. B. *Synstyela* [*Gynandrocarpa*] *monocarpa* Sluiter, bei der allerdings die Gonadenzahl bis auf eine reducirt ist).

b. Während die bisher angeführten Beispiele uns zeigten, wie die Aus-

bildung einer normalen Zwitterdrüse erfolgt, lehren uns andere Arten eine fortlaufende Reihe solcher Stadien kennen, die zu einer Auflösung der Zwittergonaden in gesonderte, selbstständige Hoden und Ovarien hinführen. Ein solcher Process hat sich phylogenetisch in mehreren Gruppen selbstständig und unabhängig vollzogen und zwar bei Cynthideen (Styelinen), Molguliden und unter den Synascidien besonders bei den Polystyeliden.

Bei den Molguliden scheint die Auflösung am wenigsten weit vorgeschritten, und Hoden und Ovarien bleiben stets, auch wenn sie auseinander gerückt sind und sich nicht mehr berühren, in nächster Nachbarschaft liegen, so dass viele Autoren, allerdings, wie mir scheint, mit wenig Recht, die Bezeichnung als Zwitterdrüsen festhalten. Schon bei den oben angeführten *Ctenicella appendiculata* und *Ct. morgatae* war die Verbindung zwischen den Hoden und Eierstöcken gerade keine besonders innige (Fig. 19, Taf. XXVI). Bei *Ctenicella tumulus* rücken beide Drüsen noch weiter ab, und bei *Gamaster dakarensis* (Textfig. 145) berühren sich die hintersten Hodenschläuche nur noch eben mit dem Endabschnitt des Ovariums. Gleichzeitig erfolgte bei *Gamaster* eine Auflösung der Hodenmasse in zahlreiche (10 resp. 12) selbstständige Hoden, über die weiter unten noch eingehender berichtet ist. Noch weiter rücken die männlichen und weiblichen Drüsen bei *Molgula siphonalis* auseinander, sie sind nach Hartmeyer (1899) „jederseits vollkommen getrennt". Der zweilappige Hoden besitzt mehrere gesonderte Vasa deferentia, aber eine Trennung der Drüsenmasse selbst in einzelne selbstständige Hoden ist nicht erfolgt.

Ganz besonders lehrreich für die fortschreitende Auflösung der Zwitterdrüse in eine gesonderte männliche und weibliche Partie sind die Styelinen, bei denen die Geschlechtsapparate so überaus mannigfaltig gestaltet sind, wie vielleicht in keiner anderen Familie der Ascidien. Als ursprünglich typisch könnten wohl solche Zwittergonaden gelten, deren langes, schlauchförmiges Ovarium mit zahlreichen Hodenbläschen bedeckt ist, die aber alle durch einen gemeinsamen, neben dem Oviduct verlaufenden Samenleiter zu einem Hoden zusammengefasst werden. Die Auflösung dieser grossen Zwittergonaden betrifft entweder nur die Hoden oder beide Geschlechtsdrüsen. Das erstere findet sich nach den allerdings nicht unwidersprochen gebliebenen Angaben von Lacaze-Duthiers und Delage bei einigen *Styela*. In der *St. armata* (Textfigur 121, p. 500) theilt sich jederseits die Hodenmasse in ungefähr ein halbes Dutzend ungleich grosser selbstständiger Stücke, bei *St. variabilis* erfolgt eine Zersplitterung des männlichen Keimmaterials in mehr als 80 kleine Hodenschläuche (Fig. 1 u. 20, Taf. XXVI), während die grossen Ovarialschläuche jederseits in der Ein- oder Zweizahl bestehen bleiben. Eine Trennung in zahlreiche kleine Gonaden, die aber alle aus einem männlichen und weiblichen Theil bestehen, tritt bei einigen anderen *Styela*, vor allem aber bei der Gattung *Polycarpa* ein. Bei

P. varians ist die Auflösung zum Theil noch nicht vollzogen, denn neben kleineren Zwitterpolycarps liegen noch sehr lange, miteinander durch Seitenäste verwachsene Zwitterschläuche, die eine grössere Zahl Geschlechtsöffnungen besitzen. *P. comata* hat bereits normale Polycarps ausgebildet, deren jedes nur ein Vas deferens und einen Oviduct trägt, aber die Drüsen sind nur wenig zahlreich und verhältnissmässig gross. In der *P. tenera* verhalten sich die Polycarps ebenso, sie liegen aber, wenigstens die reifen Gonaden, jederseits ventral nahe beim Endostyl in einer Reihe hintereinander, während zwischen ihnen, etwas mehr dorsalwärts jüngere, in Bildung begriffene Zwitterdrüsen stehen. Stellt man sich vor, dass diese Polycarps sich vergrössern und miteinander verwachsen, so erhält man eine lange, schlauchförmige Zwitterdrüse jederseits, etwa von der Art, wie sie bei *Styelopsis* vorkommt. Bei anderen *Polycarpa* (*P. tubcrosa*, *P. rustica* u. s. w.) findet man sehr zahlreiche, ziemlich gleichartige Polycarps fast über die ganze Leibeswand vertheilt.

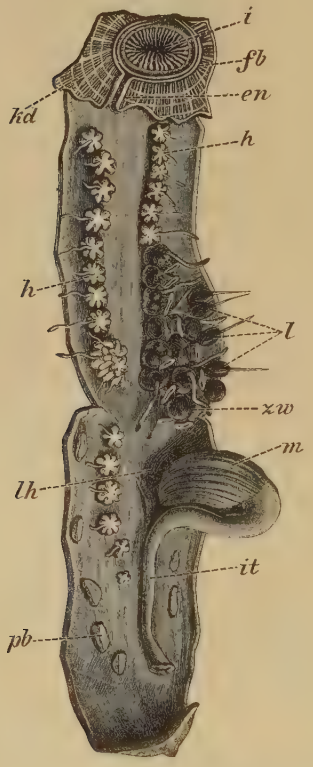
Einen anderen Weg der Entwickelung haben die Gonaden zweier Ascidien eingeschlagen, die früher zur Gattung *Polycarpa* gestellt, von Lacaze-Duthiers und Delage aber als zwei neue Gattungen beschrieben wurden: *Heterocarpa glomerata* und *Stolonica aggregata*.

Bei *Heterocarpa glomerata* kommen keine grossen Gonadenschläuche mehr vor, sondern nur kleine Polycarps; diese sind aber durchweg rein eingeschlechtlich und auf die beiden Körperseiten so vertheilt, dass links die Hoden, rechts die Ovarien liegen, und zwar treten die Geschlechtsdrüsen nur ventral, nahe beim Endostyl, im Mesoderm der Leibeswand auf. Es finden sich etwa 8—10 kugelige, zur Zeit der Geschlechtsreife blutrothe, $^2/_3$ mm grosse Ovarien, die immer nur 1 oder 2 Eier gleichzeitig reifen lassen. Links liegen ungefähr 10 eiförmige, gelblichrothe und mit langem Vas deferens versehene Hodenbläschen.

Ganz eigenartig verhalten sich die Gonaden bei *Stolonica aggregata*. Sie sind in zwei Reihen angeordnet, die ventral rechts und links neben dem Endostyl verlaufen. Die rechte Reihe hört am Hinterende des Thieres auf, die linke dagegen setzt sich auf die Dorsalseite der Leibeswand fort, an der man etwa $^1/_2$ Dutzend rein männlicher Drüsen antrifft. Diese dorsale Gruppe ist als eine besondere dritte Gonadenreihe aufgefasst worden. Die ventrale linke Reihe enthält ungefähr 10, die rechte über ein Dutzend, 12—15 Drüsen. In allen links gelegenen Gonaden sind nur männliche Geschlechtsproducte nachgewiesen worden, ebenso in den vordersten der rechten Reihe. Die Hoden bestehen aus 4—10, in einer Rosette angeordneten Follikeln, messen 0,5—1,2 mm und tragen einen 0,5—2 mm langen Samenleiter (Fig. 6, Taf. XXVI). Die hintersten Gonaden der rechten Reihe sind Zwitterdrüsen und haben einen Durchmesser von 1—1,5 mm. Ihr weiblicher Theil enthält nur wenige (1—3) reife oder nahezu reife Eier, die als rothe, kugelige Gebilde hervorspringen, und besitzt einen kurzen, aber breiten jagdhornförmigen Eileiter. Der männ-

liche Theil fällt auf den ersten Anblick durch den besonders langen, am Endabschnitt rothgefärbten Samenleiter auf, während der drüsige Abschnitt auf vorgeschrittenen Stadien der Rückbildung dem Ovarium dicht anliegt oder auch schon gänzlich fehlt (Figur 5, Tafel XXVI). Die unmittelbar vor diesen Zwittergonaden liegenden Drüsen gleichen fast ganz den Hoden, nur kann man an ihnen bereits einen allerdings nur kurzen, trichterförmigen Eileiter erkennen. Lacaze-Duthiers und Delage, die diesen Geschlechtsapparat eingehend beschrieben haben, sind der Ansicht, dass die Gonaden zuerst als Hoden thätig sind, dass später erst der weibliche Theil zur Ausbildung gelangt, während der männliche allmählich schwindet. Das kann aber meines Erachtens nicht für alle, sondern nur für die hintersten Gonaden der rechten Seite Geltung haben, denn alle andern wurden doch stets, auch in alten Thieren, immer nur als männliche Drüsen beobachtet. Wir hätten demnach hier die merkwürdige Erscheinung, dass neben rein männlichen Gonaden nur Zwitterdrüsen, aber keine rein weiblichen Gonaden vorkommen.

Fig. 134.



Geschlechtsapparat und Darm der *Stolonica aggregata*, nach Eröffnung des Thieres und Entfernung des Kiemendarms.
(Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) $^4/_1$.
en = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *h* = Hoden; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *l* = geschwänzte Larven im Peribranchialraum; *lh* = Leibeshöhle um den Darmtractus; *m* = Magen; *pb* = Parietalbläschen; *zw* = Zwitterdrüsen.

c. Auch bei den Synascidien und Socialen muss, so wie bei den bisher behandelten Monascidien, die Zwitterdrüse als die weitaus verbreitetste Form, in der die Geschlechtsorgane auftreten, angesehen werden. Bei Claveliniden, Perophoriden, Distomiden, Didemniden,

Diplosomiden und Polycliniden erscheint sie fast durchweg in typischer Gestalt und in der Einzahl. Die Drüsenabschnitte der Hoden und Ovarien liegen theils nebeneinander, so dass beide auf den Querschnitten, die durch die Region der Geschlechtsorgane ausgeführt werden, jederzeit nachzuweisen sind, oder sie liegen dicht hintereinander. Im ersteren Fall lassen sich in ähnlicher Weise, wie wir es oben bei verschiedenen Monascidien beobachten konnten, Stadien einer immer innigeren Verwachsung von Hoden und Ovarien, beziehungsweise eine Umhüllung des einen Drüsentheils durch den anderen feststellen. Häufig verhalten sich aber nicht alle Abschnitte der Gonade in Bezug auf die gegenseitige Lage der beiden Drüsenarten vollkommen übereinstimmend, sondern es kommt vor, und zwar besonders dann, wenn die Geschlechtsorgane lange Schlauchform angenommen haben, dass vorn oder hinten die Ovarien fast ganz im Hoden eingebettet sind, während sie an anderen Stellen ziemlich getrennt nebeneinander liegen. Das Letztere sieht man z. B. in Fig. 3, Taf. VIII für *Clavelina* abgebildet, bei der je nach dem Füllungszustand der Gonaden bei verschiedenen Thieren und zu verschiedenen Lebenszeiten die Hoden und Ovarien ganz scharf voneinander abgesetzt oder ziemlich fest miteinander verwachsen sind, so dass der Eierstock zuweilen nur die vordere dorsale Medianzone der einheitlichen Zwitterdrüse zu bilden scheint. In der gleichen Höhe nebeneinander liegen zumeist auch die Hoden und Ovarien der Distomiden, Didemniden und Diplosomiden, doch verschieben sich zuweilen auch die männlichen und weiblichen Drüsen, sodass die eine — meist die weibliche — ihrer Hauptmasse nach oder auch ganz vor die andere zu liegen kommt. Die Zusammengehörigkeit zu einer Zwitterdrüse wird aber stets dadurch gewahrt, dass Vas deferens und Oviduct, wenn dieser nicht fehlt, dicht nebeneinander verlaufen, das erstere von letzterem zum Theil umhüllt.

Bei den Polycliniden liegen Hoden und Eierstöcke in der Regel hintereinander, doch so, dass das Hinterende der vorderen Drüse mehr oder minder weit in den vorderen Bereich der hinteren hineinreicht. Dadurch bleibt der Charakter einer Zwitterdrüse gewahrt, und überdies verlaufen die beiden Ausführungsgänge so dicht aneinander geschmiegt, das Vas deferens in der Regel in den Oviduct eingesenkt, dass sie lange Zeit nur für einen einzigen Canal angesehen wurden. Zumeist findet sich die Hauptmasse des Hodens im Postabdomen hinter dem Eierstock; doch kommt bei manchen Arten auch eine umgekehrte Lagerung vor. So erwähnt z. B. Ritter (1899), dass bei *Polyclinum pannosum* das Ovarium hinter dem Hoden liege, und ebenso trifft man es bei *P. arenosum*, *P. insulum* nach Sluiter (1898); und auch bei *P. globosum* Ritter*), bei dem allerdings männliche Drüsen überhaupt nicht beobachtet

*) Dieses von Ritter (1899) als eine neue, an der nordamerikanischen Küste des pacifischen Oceans lebende Art beschriebene *Polyclinum* ist mit der von Herdman unter

wurden, liegt der Eierstock unmittelbar vor dem Herzen, am Hinterende des Postabdomens. Bei anderen *Polyclinum* reichen die Ovarien bis vor den Hoden, oder sie breiten sich nur neben diesem aus (*P. fungosum* Herd.). Das auffallendste aber ist, dass bei manchen *Polyclinum* die gesammte Zwitterdrüse sich nach vorn verschieben, das Postabdomen verlassen und im Abdomen bis zur Darmschlinge vorrücken kann (*Polyclinum clava, P. giganteum, P. globosum* Herdman, 1899). Männliche und weibliche Drüsentheile liegen dann entweder nebeneinander, oder der Hoden folgt dem Eierstock. Eine ähnliche Verschiebung der Gonade nach vorn erfolgt auch bei einigen *Amaroucium*. Normaler Weise liegt bei dieser Gattung die Geschlechtsdrüse im Postabdomen, und zwar weiter vorn das Ovarium, die Hoden mehr hinten. Bei *A. kincaidi* beginnt das Ovar unmittelbar hinter der Darmschleife, bei *A. pribilovense* ragt diese mit ihrem hintersten Ende noch in den Bereich des Eierstocks hinein (Ritter).

Bei einigen wenigen polyclinidenähnlichen Synascidien rücken Hoden und Ovarien etwas weiter voneinander ab, und die ersteren treten nach vorn vollständig in das Abdomen über und umgeben die Darmschlinge, die letzteren bleiben im Postabdomen liegen, ohne dass es bisher gelungen wäre, einen ausführenden Oviduct nachzuweisen (*Sigillina australis, Polyclinopsis Haeckeli*). Auf Grund dieser eigenthümlichen Lage der Geschlechtsdrüsen haben Gottschaldt und später auch Caullery eine neue Synascidienfamilie „Polyclinopsidae“ aufgestellt, in der diese beiden Ascidien untergebracht werden.

Während in diesen zuletzt erwähnten Fällen die einzige Zwitterdrüse sich in ein gesondertes Ovarium und einen selbstständigen Hoden zerlegt hat, erscheinen bei Botrylliden — *Symplegma* ausgenommen — und Polystyeliden paarige Gonaden, die sich selbst wieder in zahlreiche Polycarps oder in selbstständige getrennte Hoden und Eierstöcke auflösen können, in einer ganz ähnlichen Weise, wie wir es oben bei gewissen Styelinen beobachtet haben. Unter den Botrylliden fällt häufig eine Trennung der männlichen und weiblichen Drüsentheile auf. Zwar sprechen die Autoren fast ausnahmslos hier nur von Zwittergonaden, allein zumeist besteht doch schon auf jüngeren Stadien eine sehr scharfe Sonderung des Hodens und des Ovarialtheils (Fig. 11, Taf. XXVI). Auch dieser letztere löst sich in kleine Einzelovarien auf, deren jedes nur ein Ei besitzt, das durch einen eigenen kurzen Eileiter mit der Peribranchialwand verbunden ist. Demnach glaube ich, dass es gerechtfertigter sein möchte, bei geschlechtsreifen *Botryllus* und verwandten Formen (Fig. 1, Taf. XI) nicht nur eine Zwittergonade jederseits anzunehmen, sondern eine bestimmte Anzahl getrennter Ovarien und Hoden.

dem gleichen Namen und gleichzeitig als neu angeführten Form, die aus dem Museum von Sydney stammt, nicht identisch, denn bei dieser liegen die Geschlechtsorgane in der Darmschleife im Abdomen.

Unter den Polystyeliden finden sich ebenfalls an Stelle grosser Gonadenschläuche kleinere Polycarps in wechselnder Zahl und Vertheilung vor. Ueber die Zahl der Geschlechtsdrüsen geben weiter unten die beiden Abschnitte, die die Zahl der Ovarien und Hoden behandeln, genügenden Aufschluss. Die Sonderung in die Polycarps erfolgt auf zwei verschiedene Weisen. Entweder bilden sich nur kleine zwitterige Polycarps, oder es entstehen getrennt geschlechtliche Drüsen. Die Zwitterpolycarps zeigen ein sehr verschiedenes Aussehen, worauf schon oben (p. 617) hingewiesen worden ist; Hoden und Ovarien liegen aber stets in engster Nachbarschaft, häufig fest miteinander verbunden. Loser ist ihre Verbindung gewöhnlich dort, wo die Hoden aus zwei ziemlich scharf getrennten Abschnitten bestehen (*Gynandrocarpa* Michaelsen's, *Diandrocarpa*, z. Th. *Synstyela*). Eingeschlechtliche Polycarps entwickeln sich bei *Chorizocormus* und *Alloeocarpa* Mich., bei einigen *Synstyela* und *Goodsiria*. Ob überall die Hoden und Ovarien, wo sie vollkommen voneinander getrennt sind, eine ganz bestimmte Stellung haben, ist aus den gegenwärtig vorliegenden Beschreibungen der Autoren mit Sicherheit nicht zu entnehmen. Alle Arten der Gattung *Alloeocarpa* aber scheinen die Hoden stets nur auf der linken, die Ovarien auf der rechten Seite zu tragen.

b. Die Reifung der Geschlechtsdrüsen. Dichogamie.

Es ist in dem vorhergehenden Abschnitt ausgeführt worden, wie die normale Zwitterdrüse der Ascidien bei verschiedenen Arten verschiedener Gruppen sich entweder in zahlreiche getrennte zwitterige Polycarps oder in gesonderte Hoden und Ovarien auflösen kann, und wie zuweilen die Sonderung der eingeschlechtlichen Drüsen so weit geht, dass die eine Körperseite ausschliesslich männliche, die andere nur weibliche Gonaden führt. Als ein weiteres Vorschreiten dieser Differenzirung der Geschlechtsdrüsen müsste es angesehen werden, wenn die Hoden und Ovarien nicht bloss auf verschiedene Seiten eines Thieres, sondern auf verschiedene Individuen vertheilt wären, und in der That sind mehrere Arten als getrennt geschlechtlich angeführt worden. Ja es giebt einige Species, von denen man bisher überhaupt nur männliche oder nur weibliche Individuen kennt. Allerdings sind das solche Arten, die nur in sehr wenigen Exemplaren, oder auch nur in einem einzigen beobachtet wurden. Die Möglichkeit, oder selbst die Wahrscheinlichkeit, dass bei einzelnen Arten in dieser oder jener Ascidiengruppe Gonochorismus aus ursprünglichem Hermaphroditismus sich entwickelt haben könnte, wird nicht zu bestreiten sein, und ebenso liesse es sich dann leicht verstehen, dass bei gewissen stockbildenden Ascidien, die bereits gonochoristisch sind, die Trennung der Geschlechter so weit geht, dass in jedem Stock entweder nur männliche oder weibliche Thiere vorhanden sind. Das Vorkommen solcher diöcischen Ascidienstöcke ist auch mehrmals behauptet worden, und ich bin weit entfernt, es in Abrede stellen zu wollen. Nur möchte ich

hier darauf aufmerksam machen, dass die vorliegenden Angaben über Gonochorismus und Diöcie doch immer noch eine andere Deutung zulassen.

Fast immer entwickeln sich in jeder Ascidie männliche und weibliche Geschlechtsproducte gleichzeitig oder doch nur so wenig zeitlich verschieden, dass bei der Untersuchung geschlechtsreifer Thiere die Zwitternatur der Gonaden sehr leicht festzustellen ist. Zuweilen aber reifen die Hoden und Ovarien zu recht erheblich verschiedenen Zeiten nacheinander, eine Erscheinung, die weit verbreitet im Thier- und Pflanzenreich vorkommt und unter dem Namen Dichogamie allgemein bekannt ist. In diesen Fällen liegt die Gefahr sehr nahe, dass der erst unvollkommen und sehr wenig umfangreich ausgebildete Theil des Zwitterapparats völlig übersehen und das in Wirklichkeit hermaphroditische Individuum für ein gonochoristisches gehalten werden könne. Es werden daher nur solche Angaben der Autoren als beweisend gelten dürfen, die sich auf tadellos conservirtes Material und vollständige Schnittserien stützen.

Die Dichogamie der Ascidien tritt bei verschiedenen Arten und Gattungen in verschiedener Weise in Erscheinung. Vielleicht in der Mehrzahl der Fälle kennzeichnet sie sich durch ein Vorauseilen der Reife der männlichen Geschlechtsorgane. So findet man z. B. in *Perophora*-Knospen, deren Zwitterapparat ungefähr dem in Fig. 3, Taf. XXVI abgebildeten Stadium gleicht, fast immer bereits reife Spermatozoen, während selbst die ältesten Eier des Eierstockes noch sehr klein und von dem Stadium der Richtungskörperbildung weit entfernt sind. Aehnlich verhalten sich noch zahlreiche andere einfache und zusammengesetzte Ascidien z. B. *Paramolgula guttula* (Michaelsen), *Circinalium concrescens* (Drasche), *Coelocormus* (Herdman). Die Production reifer Spermatozoen erstreckt sich aber fast immer über einen längeren Zeitraum und ist nicht auf die Jugendzeit beschränkt. Daher erscheinen später die anfänglich männlichen Thiere zumeist als normale Zwitterformen.

Häufig wird das umgekehrte Verhalten beobachtet, dass die Reife der weiblichen Zeugungsstoffe früher eintritt, als die der männlichen. Ein solches Vorkommen hatte bereits Krohn (1869) für manche Botrylliden festgestellt. Reife Eier finden sich hier schon frühzeitig in noch jugendlichen Knospenthieren, während die Hoden erst so spät sich entwickeln, dass eine Selbstbefruchtung ausgeschlossen erscheint. Die mit Geschlechtsorganen oder mit den Anlagen zu Zwitterorganen ausgestatteten, durch Knospung entstandenen Thiere entwickeln aber gleichzeitig selbst wieder Knospen, und auch in diesen reifen zuerst die Eier und erst später die Hoden. So kann hier der Fall eintreten, dass die Zeit der Eireife des Tochterthieres mit der Production reifer Spermatozoen im Mutterthier zusammenfällt, und dann ist die Möglichkeit geboten, dass in der That die Befruchtung in einer solchen Weise

erfolgt, dass das Elternthier die Eier des Tochterthieres besamt. Wenn also auch das Auftreten der Dichogamie bei diesen stockbildenden Ascidien die Selbstbefruchtung der einzelnen Zwitterthiere unmöglich macht, so wird doch durchaus nicht strengste Inzucht vermieden; im Gegentheil wird diese durch die eben erwähnte Form der Dichogamie geradezu begünstigt. Bei anderen Tunicaten, namentlich bei Salpen, wird auch die Inzucht ausgeschlossen, und zwar dadurch, dass alle Individuen eines Stockes gleichzeitig in demselben Sinn ihre Zwitteranlagen dichogam beeinflusst zeigen, d. h. also alle zu einer bestimmten Zeit entweder als ♀ oder ♂ functioniren.

In Bestätigung der älteren Angaben Krohn's ist neuerdings für eine ganze Reihe Botrylliden und auch andere Synascidien ein Vorauseilen der weiblichen Geschlechtsreife beobachtet worden. So z. B. bei *Botrylloides fulgurale, B. leptum, Sarcobotrylloides Wyvilli, Polycyclus Jeffreysi, Colella Thomsoni, C. ramulosa, Tylobranchion* (Herdman), *Aplidium asperum* (Drasche), *Polyclinum clava, Psammaplidium lobatum, Ps. incrustans* (Herdman), die Gattung *Botryllus*. Auch hier, wo Protogynie herrscht, dürften die meisten Thiere, wenigstens während einer kurzen Lebensperiode, einen in beiden Abschnitten thätigen Zwitterapparat führen. Denn es wird wohl nur in sehr seltenen Fällen eintreten, dass bereits die letzten Eier des Eierstocks gereift und abgestossen sind, wenn die ersten Spermatzoen im Hoden zum Vorschein kommen. Zur Zeit der vollsten Hodenreife ist aber die des Ovariums in demselben Thier sicher schon vorüber. Daher hat man in dem ursprünglich zwitterig angelegten Geschlechtsapparat dieser Formen häufig nur noch die Hoden angetroffen, sei es, dass die Ovarialreste übersehen wurden, sei es, dass sie überhaupt nicht mehr vorhanden, sondern bereits vollständig rückgebildet waren; dagegen bewiesen Embryonen und geschwänzte Larven in den Peribranchialräumen und in der Cloake, dass eine Periode weiblicher Geschlechtsreife bereits vorhergegangen sein musste (*Psammaplidium lobatum, Ps. incrustans*). In den Stöcken, in denen alte und junge Thiere nebeneinander liegen, lehrt in der Regel eine einfache Vergleichung der verschiedenen Altersstadien den Entwickelungsverlauf des zwitterigen Geschlechtsapparates kennen.

Schon aus den oben angeführten Beispielen geht hervor, dass die Dichogamie nicht immer bei allen Arten einer Gattung in ganz gleicher Weise ausgebildet ist. Viele Species der oben erwähnten Gattungen sind stets oder doch sicher während der längsten Zeit ihres Lebens normale, typische Hermaphroditen, in denen reife Eier und Spermatozoen gleichzeitig producirt werden (*Polycyclus Lamarcki, Colella concreta*, die meisten *Aplidium, Polyclinum* und *Psammaplidium*). Uebrigens verhalten sich auch nicht immer alle Individuen einer Species ganz gleichartig, denn zuweilen reifen bei den einen Hoden und Ovarien gleichzeitig, während bei den anderen in Folge rascherer Entwickelung der Eier sich Dichogamie ausbildet (*Aplidium asperum*).

Es ist eben ausgeführt worden, dass bei vielen Ascidien nur ein scheinbarer Gonochorismus besteht, denn in Wirklichkeit functionirt ein jedes Thier männlich und weiblich, und nur in Folge der dichogamen Entwickelung des Zwitterapparates erscheint der Hermaphroditismus auf den ersten Anblick verdeckt. Eine genauere Beobachtung der Stöcke liess stets die wahren Verhältnisse erkennen. In zahlreichen anderen Fällen wurden aber bisher stets nur eingeschlechtliche Individuen beobachtet, und zwar entweder nur weibliche Thiere (*Molgula graphica*, *Polyclinum globosum* nach Ritter, *Goodsiria pedunculata*, *Sarcobotrylloides pannosum*, *Psammaplidium exiguum* nach Herdman), oder nur männliche (*Heterotrema Sarasinorum* nach Fiedler, *Colella Quoyi*, *C. Murrayi*, *Leptoclinum speciosum*, *L. propinquum*, *L. neglectum*, *L. Carpenteri*, *L. japonicum*, *Sarcobotrylloides purpureum*, *Polyclinum nigrum* nach Herdman). Es ist immerhin, wie schon oben angedeutet wurde, nicht unmöglich, dass, wenn auch nicht bei allen, so doch bei manchen dieser und bei anderen Arten in der That ein jedes Thier immer nur eingeschlechtliche, entweder männliche, oder weibliche Genitalorgane ausbildet. Wahrscheinlicher dürften sich aber auch die meisten dieser Fälle aus Dichogamie ursprünglicher Zwitterformen erklären. Es liegt sehr nahe, das gleiche auch für *Leptoclinum albidum* anzunehmen. Von diesem hat Herdman zwei Varietäten unterschieden; die eine, Var. *lutcolum*, ist in normaler Weise zwitterig ausgebildet, die andere, Var. *grande*, soll nur Hoden besitzen. In anderen Fällen dagegen ist nur die embryonale Anlage zu einem Zwitterorgan vorhanden; zur vollen Ausbildung gelangt aber in jedem Individuum immer nur entweder der männliche, oder der weibliche Theil, und jedes Thier functionirt daher nur gonochoristisch. Die Verhältnisse liegen bei diesen Ascidien ganz ähnlich, wie bei gewissen Turbellarien; bei diesen war ebenfalls ursprünglich Hermaphroditismus vorhanden, durch partielle Rückbildung der männlichen oder weiblichen Keimanlagen entstanden aber getrennt geschlechtliche Thiere. Caullery beschreibt diesen Vorgang auch für *Distaplia magnilarva*. Merkwürdig ist aber hier der Umstand, dass alle Individuen eines Stockes sich darin vollkommen gleichen, dass sie alle entweder nur die Ovarien, oder die Hoden zur Reife gelangen lassen. Die Folge ist, dass die Cormen diöcisch entwickelt sind, und dasselbe ist für manche *Colella* beobachtet worden (Herdman, Caullery). Bemerkenswerth erscheint es aber, dass nicht alle Stöcke derselben Species sich übereinstimmend verhalten, und dass Diöcie häufig, aber nicht immer, auftritt. So hat z. B. Uljanin bei *Distaplia magnilarva* festgestellt, dass gelegentlich auch zuerst die Hoden sich entwickeln und Spermatozoen produciren und dann erst die Ovarien sich ausbilden, während die männlichen Keimdrüsen schwinden. Dann herrscht also Dichogamie und nicht Diöcie der Stöcke. Andere Arten *Distaplia* verhalten sich wieder anders. *Distaplia occidentalis* soll stets in der normalen Weise zwitterig ausgebildet sein (Bancroft), während von *D. confusa* überhaupt nur weibliche Stöcke bekannt sind (Ritter).

Vielleicht sind bei dieser letzteren Species die Geschlechtsorgane ebenfalls immer nur streng diöcisch vertheilt, und es ist nur ein Zufall, dass männliche Stöcke bisher nicht beobachtet wurden; vielleicht aber liegt auch hier nur eine besondere Form der Dichogamie vor.

In ganz jungen Stöcken, die erst aus wenigen Einzelthieren bestehen, sind häufig die Geschlechtsorgane bei flüchtiger Untersuchung mit schwachen Vergrösserungen gar nicht zu bemerken (Botrylliden, Diplosomiden, Distomiden). Die Organe können den ersten Individuen des Stockes thatsächlich zunächst fehlen, oder aus noch ganz indifferenten Mesenchymzellen bestehen, die den Blutzellen durchaus gleichen. Diese jungen Stöcke vergrössern sich ausschliesslich durch Knospung, und man findet daher in ihnen allenthalben Knospen, aber noch keine reifen oder befruchteten Eier oder Embryonen. Erst in älteren Stöcken kann man feststellen, wie die Geschlechtsorgane in den einzelnen Ascidiozooiden sich differenziren und reifen. Häufig lässt sich dann aber auch erkennen, wie schon ganz junge Knospenanlagen, die in jungen Stöcken keine Spur des Zwitterapparates zeigten, durch verhältnissmässig grosse Eizellen ausgezeichnet sind (*Distaplia occidentalis*, die meisten *Botryllus*, *Sarcobotrylloides*, *Botrylloides*, *Polycyclus*). Dieses frühzeitige Auftreten der Geschlechtszellen in den Knospen ist aber immer nur dann möglich, wenn die Jahreszeit für die Geschlechtsreife der betreffenden Art bereits eingetreten ist, oder wenigstens unmittelbar bevorsteht; in der Regel ist es sogar ein Anzeichen dafür, dass die Species auf dem Höhepunct ihrer Fortpflanzungsthätigkeit angelangt ist. Freilich lösen sich oft auch Fortpflanzung durch Knospung und durch befruchtete Eier ab, so dass gleichzeitig junge Knospen und reife Geschlechtszellen nebeneinander in einem Stock nur spärlich und vorübergehend oder auch gar nicht angetroffen werden. Es herrscht also während der ersten Periode der Entwickelung der Cormen fast ausnahmslos ungeschlechtliche Vermehrung, und später erst, wenn der Stock eine bestimmte Grösse erlangt hat, beginnt die Art mit der geschlechtlichen Zeugung, während die Knospung entweder ganz ruht, oder nur noch selten stattfindet.

Aber nicht nur in ganz jungen Stöcken, sondern zuweilen auch in grossen, alten ist bisher erfolglos nach Geschlechtsorganen gesucht worden, und es giebt eine Anzahl Arten, von denen man die Reproductionsorgane überhaupt nicht kennt. So fand Herdman (1899) *Colella cyanea* und *Amaroucium distomoides* nur ohne Geschlechtsapparate, und auch bei *Goodsiria borealis*, in der Gottschaldt nur ein einziges in der Leibeswand sitzendes Ei sah, konnte Michaelsen keine Sexualorgane mehr nachweisen. Zuweilen finden sich nur in einer bestimmten Region des Stockes geschlechtsreife Thiere, während an anderen Stellen zwar lebhafte Knospung, aber keine Sexualzellen zu beobachten sind (*Synstyela Michaelseni* Sluiter). Wo, wie es ja zumeist der Fall ist, die Geschlechtsreife immer nur zu einer bestimmten Jahreszeit eintritt, wird man die Sexualorgane vor und nach der Propagationsperiode immer nur

in mehr oder minder rudimentärer Form antreffen und bei der Untersuchung häufig völlig übersehen können. Vielleicht in den meisten Zooiden der Synascidien und mancher Monascidien, deren Lebensdauer nur so kurz ist, dass sie nicht länger als ein Jahr währt, reifen nur einmal die Geschlechtsorgane, und ist die Fortpflanzungszeit vorüber, so werden jene Organe vollständig rückgebildet, während sich die Thiere zunächst noch lebensfähig erhalten. Bei den Botrylliden und *Perophora* findet man dann ziemlich regelmässig zwar noch die Embryonen und Larven in den Peribranchialräumen, aber die Eierstöcke sind bereits ausser Thätigkeit oder sogar gänzlich geschwunden. Das gleiche erwähnt Michaelsen für eine *Styela Paessleri*. Zu wiederholten Malen sind auf den Expeditionen solche Individuen und Colonien gesammelt worden, deren Geschlechtsreife bereits vorüber und deren Zwitterorgane schon rückgebildet waren. Gleichzeitig mit der Rückbildung der Geschlechtsdrüsen vollzieht sich auch häufig bei den stockbildenden Ascidien eine Rückbildung anderer Organe, die so weit geht, dass der Tunicatentypus verwischt und die Ascidie als solche auf den ersten Anblick nicht erkennbar ist. So konnte O. Schmidt (Spongien des adriatischen Meeres, 1862) gewisse Stöcke der *Distaplia magnilarva* als *Cellulophana pileata* beschreiben, als eine Form, deren systematische Stellung sehr unsicher sei, denn zweifelhaft schiene es, ob dieser Organismus eine Pflanze oder eine Spongie darstelle.

2. Die Ovarien.

a. Der Bau.

1) Im einfachsten Fall stellt das gesammte Ovarium einen grösseren oder kleineren Zellhaufen dar, in dem die einzelnen Elemente regellos angeordnet sind. Eine besondere centrale Ovarialhöhle fehlt, und ebenso vermisst man einen besonderen Ausführungsgang in die Cloake. Die älteren Autoren haben die Ovarien zahlreicher Synascidien in dieser primitiven Form angetroffen; wenigstens erwähnen sie nicht das Vorkommen eines Oviducts und bilden den gesammten weiblichen Geschlechtsapparat nur als eine Gruppe zuweilen verschieden grosser Eizellen ab. Da aber der feinere Bau der Ovarien der kleinen und kleinsten Ascidien nur an gut conservirten Exemplaren erkannt und im Besonderen das Fehlen des Eileiters mit Sicherheit nur an Schnittserien nachgewiesen werden kann, möchte ich mich hier nur auf die Beobachter stützen, die eine genauere Untersuchung der Sexualorgane vorgenommen zu haben scheinen. Nach diesen Angaben dürften Eileiter bei Diplosomiden und Didemniden ziemlich allgemein fehlen. Ebenso giebt es unter den Polycliniden Formen, deren Ovarium auf dieser primitiven Ausbildungsstufe steht. So betont Ritter (1899) nachdrücklich, dass bei *Synoicum irregulare* kein Oviduct vorhanden ist. Der Eierstock stellt hier lediglich eine langgestreckte Zellgruppe im Postabdomen dar, die von bindegewebsartigen Mesenchym-

zellen umschlossen wird. Auch die Eier selbst sind hier viel einfacher gestaltet als bei den anderen Ascidien, denn sie entbehren des Follikels und der Testazellen; sie bewegen sich nach amöboider Weise und ernähren sich phagocytär, indem sie die benachbarten, in der Entwickelung zurückgebliebenen Eizellen und Mesenchymzellen aufnehmen und resorbiren.

Etwas höher organisirt erweist sich das Ovarium bei *Diplosoma Listeri*, wenngleich es im Wesentlichen doch den gleichen Typus des Baues wie die anderen Diplosomiden und Didemniden darstellt. Hier beobachtete Lahille (1890) eine strangartige Fortsetzung am Eierstock, die sich eine Strecke weit neben dem Vas deferens verfolgen liess; aber er bemerkt auch ausdrücklich, dass es sich dabei nicht um einen wahren Eileiter handelt. Insofern aber zeigt dieses Ovarium bereits eine etwas höhere Differenzirung, als es bläschenförmig gestaltet ist und die Eier nicht mehr regellos durcheinander liegen, sondern in einer ziemlich genauen Altersfolge angeordnet erscheinen, der Art, dass die jüngsten vorn, die grössten hinten ruhen.

Wenn der Eileiter fehlt, können die reifen Eier nicht in die Cloake und in die Peribranchialhöhlen gelangen, um entweder hier ihre Entwickelung bis zur freischwimmenden Larve zu durchlaufen oder durch die Egestionsöffnung sofort weiter nach aussen befördert zu werden. Vielmehr fallen die Eier in die primäre Leibeshöhle, um hier befruchtet zu werden; es scheint aber, dass sie niemals hier ihre Entwickelung durchlaufen, sondern dass sie stets (Didemniden, Diplosomiden, *Synoicum irregulare*) in den gemeinsamen äusseren Cellulosemantel gelangen, wo man sie oft in grösserer Zahl antrifft. Dieses Austreten aus der Leibeshöhle ist nur dadurch möglich, dass eine Dehiscenz des ektodermalen Hautepithels erfolgt. Die Eier legen sich an die Leibeswand an und treiben diese buckelförmig nach aussen, in den Cellulosemantel hinein; so entstehen gestielte, birnförmige Ausstülpungen des Ektoderms, in denen, wie schon Della Valle und Salensky beobachteten, die Eier eingeschlossen sind. Nach Abtrennung und Rückbildung der Ektodermhülle ruhen die in Entwickelung begriffenen Eier frei im Cellulosemantel. Der Eierstock der Didemniden und Diplosomiden besteht fast immer nur aus einer sehr geringen Zahl Eiern; mehr als etwa ein halbes Dutzend dürfte man wohl nur ausnahmsweise in einem Thier antreffen. Und auch diese wenigen Eier reifen und entwickeln sich nicht gleichzeitig nebeneinander sondern nacheinander. In einigen Fällen sinkt die Zahl der Eier bis auf drei und zwei herab, und bei *Didemnum strangulatum* scheint nach Ritter (1901) jedes Individuum überhaupt nur ein Ei zu produciren.

2) Bei allen anderen Ascidien lassen sich am Ovarium stets zwei Theile unterscheiden: der die Keimzellen enthaltende, das eigentliche Ovarium, und der ausführende Canal, der Oviduct.*) Wie in den

*) Bei den meisten Synascidien ist dieser Oviduct von allen älteren Autoren völlig übersehen und für viele Arten zuerst durch Drasche nachgewiesen worden. Wie ent-

die Embryonalentwickelung und Knospung behandelnden Kapiteln ausgeführt ist, entstehen diese beiden Abschnitte als zwei ursprünglich ganz gleichwerthige Theile eines durchaus einheitlichen Gebildes und differenziren sich erst später in einer verschiedenen Weise. Der Eileiter erscheint daher als eine directe Fortsetzung des Eierstocks; das Keimepithel geht in die Wand des Oviducts über, und die Ovarialhöhle setzt sich in das Lumen des Eileiters fort. Obwohl dieses Verhalten überall das gleiche ist, zeigen doch die weiblichen Geschlechtsorgane dieses Typus im Einzelnen sehr bedeutende Verschiedenheiten und einen mehr oder minder complicirteren Bau. Dieser erklärt sich eben daraus, dass die verschiedenen Arten und Gattungen in der phylogenetischen Umbildung ihres Genitalapparates verschieden weit vorgeschritten sind. Wir werden aber weiterhin zu dem bemerkenswerthen Ergebniss gelangen, dass weitgehende phylogenetische Umbildungen des Ovariums in den verschiedenen Familien der Ascidien bis zu einem hohen Grade selbstständig und unabhängig von den nächst verwandten Gruppen erfolgt sind.

a) Die einfachste Form eines mit Eileiter versehenen Ovariums zeigen die Botrylliden. In jungen Knospen liegen jederseits in der primären Leibeshöhle nahe der Ectodermwand, zwischen dieser und dem äusseren Peribranchialepithel, eine Anzahl Mesenchymzellen, unter denen frühzeitig einige durch ihren grossen, bläschenförmigen Kern und ihr Kernkörperchen als junge Eizellen erkennbar sind, während die kleineren, sie umgebenden Elemente zur Bildung eines Follikels zusammentreten. Dieser setzt sich in einen kurzen, trichterförmigen Eileiter fort, der mit seinem spitzen Ende sich der äusseren Peribranchialwand verbindet und in die Peribranchialhöhle mündet. Ein jedes Ei hat also seinen besonderen Eileiter und stellt mit diesem zusammen ein höchst einfaches Ovarium dar (Fig. 11, Taf. XXVI). In der Regel finden sich auf jeder Seite mehrere derartige eineiige Ovarien vor, doch stehen sie zumeist auf verschiedenen Ausbildungsstufen und gleichzeitig reifen immer nur sehr wenige, zuweilen nur eines. Während das Ei sich furcht, verkürzt sich der Eileiter, und der junge Embryo kommt, nachdem er durch die nur sehr dünne äussere Peribranchialwand hindurch getreten ist, in den Peribranchialraum zu liegen (Fig. 12, Taf. XXVI), den er erst als freischwimmende Larve verlässt.

b) In allen anderen Fällen enthalten die durch einen Oviduct in die Cloake mündenden Ovarien mehrere oder viele Eier, und im Allgemeinen lässt sich feststellen, dass der Bau des Organs um so complicirter wird, je zahlreicher die Geschlechtszellen producirt werden. Als die Grundform aller dieser Ovarien kann ein einfaches, gestieltes Zellbläschen gelten, dessen

---

schuldbar ein solches Versehen ist, möchte dadurch bewiesen sein, dass selbst Drasche (1883) in die Gattungsdiagnose von *Distaplia* das Merkmal aufgenommen hat: „kein Oviduct vorhanden", während doch ein solcher, und zwar wohlentwickelt, vorkommt und die Dorsalseite des Vas deferens umschliesst (Bancroft 1899).

mehr oder minder stark verlängerter Stieltheil den Oviduct darstellt, während der kolbige Blasentheil das Keimepithel bildet, aus dem die Eier sich entwickeln.

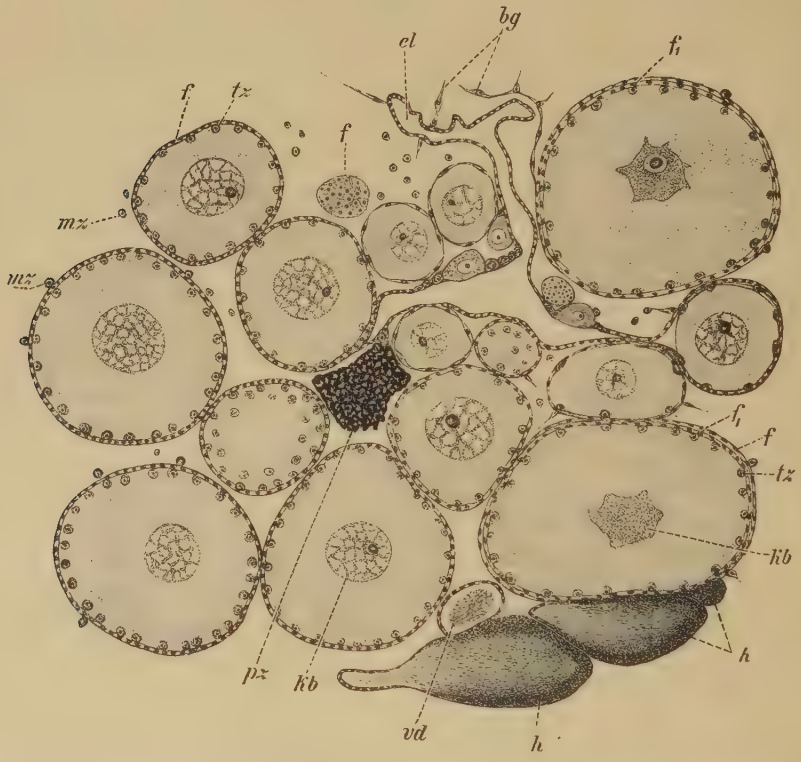
α. Das Keimepithel des Eierstocks. Das Keimepithel ist dort, wo die Eibildung beginnt, zumeist einschichtig; vollkommen glatt ausgespannt dürfte es wohl in den voll entwickelten Ovarien alter Thiere niemals sein, aber die Faltungen werden um so zahlreicher, tiefer und complicirter, je grösser der Eierstock ist und je mehr Eier er bildet. Wo, wie z. B. bei *Perophora*, nur wenige Eier vom Eierstock sich ablösen, erscheint dieser unter dem Mikroskop traubenähnlich gestaltet. Die einzelnen, stark vergrösserten Eizellen springen schon auf jungen Stadien an der Aussenseite des Ovariums buckelförmig hervor (Fig. 4, Taf. XXVI) und sitzen später, wenn sie einen Follikel erhalten haben, auf kurzen Stielen der Ovarialwand auf, in ganz ähnlicher Weise, wie bei *Botryllus* der eineiige Eierstock sich an der Peribranchialwand befestigt. Denkt man sich alle kleinen Einzelovarien einer Botryllide nicht selbstständig in die Peribranchialräume geöffnet, sondern durch einen gemeinsamen Ausführungsgang vereinigt, so erhält man einen Eierstock des hier behandelten Typus.

Selbst bei den kleineren Synascidien zeigt der Keimstock oft im Querschnitt **T**förmige Gestalt; sie prägt sich besonders in der Ovarialhöhle aus. Der quer von rechts nach links verlaufende Theil der Höhle verlängert sich direct in den Eileiter, aber seine Wand producirt häufig auf der ganzen dem Ektodermepithel nahe liegenden Dorsalseite, oft auch nur im vorderen Theil dieser, überhaupt keine Geschlechtszellen. Eizellen entstehen dann im Bereich dieses Abschnitts des Ovariums nur seitlich und an der Ventralwand, und ebenso bilden sie sich im gesammten Epithel, das den medialen, in der dorsoventralen Richtung sich ausdehnenden Theil der **T**förmigen Ovarialhöhle bekleidet. So wie auf der oben für *Perophora* beschriebenen Ausbildungsstufe, finden auch hier die reifenden und reifen Eier im Epithelverbande der Keimschicht keinen Platz mehr, sondern rücken in die primäre Leibeshöhle hinein und sitzen auf kurzen Follikelstielen dem Ovarialepithel auf (z. B. *Fragaroides aurantiacum*). Füglich gelangen die Eier stets wieder in die Eierstockshöhle und aus dieser in die Eileiter.

Da, wo im ausgebildeten Zustand das Ovarialepithel durch eine reichere Faltung sich auszeichnet, erscheinen die Ausbildungsstufen, die den eben behandelten gleichen oder ähnlich sind, als transitorische Jugendstadien. So erkennt man z. B. in Fig. 4, Taf. XXVII den jungen Eierstock einer *Clavelina* im Querschnitt als einschichtiges Bläschen, in dem nur an der ventralen, nach innen zu gekehrten Wand Eizellen sich bilden, und ähnlich erscheint der Durchschnitt durch das Ovarium der *Styelopsis grossularia* (Textfig. 141 *B*). Die grossen Eierstöcke der grossen Monasciden, der geschlechtsreifen *Clavelina* und ähnlichen Formen machen bei der Betrachtung von der Aussenseite durchaus den Eindruck, als

seien sie solide, aus grösseren und kleineren dicht aneinander gepressten Eizellen zusammengesetzte Gebilde. Erst in den Querschnitten erkennt man, dass alle Eier mit einem oft vielfach gefalteten Keimepithel, von dem aus sie entstanden sind, zusammenhängen; die jüngsten sitzen noch ganz im Epithelverbande, die älteren sind diesem durch kurze Follikelstiele verbunden. Die vom Keimepithel umschlossene Eierstockshöhle

Fig. 135.



Querschnitt durch den Zwitterapparat einer entwickelten *Clavelina lepadiformis*. Nur zwei von den benachbarten Hodenbläschen des Ovariums sind gezeichnet worden; alle anderen, im Besonderen die zahlreichen entfernteren, fehlen. $^{208}/_{1}$.
bg = fixirte Bindegewebszellen; *el* = Eileiter; *f* = Follikelepithel; *f*, = inneres Follikelepithel, zumeist noch unvollständig von den äusseren abgetrennt; *h* = Hodenbläschen; *kb* = Keimbläschen; *mz* = freie Mesenchymzellen, in der Nachbarschaft der Eizellen gelegen; *pz* = Pigmentzellen; *tz* = Testazellen; *vd* = Vas deferens.

ist gewöhnlich nur an einer bestimmten Stelle, nämlich in der directen Verlängerung des Oviducts, etwas umfangreicher; sonst liegen zumeist die beiden Blätter der Falten ziemlich nahe nebeneinander (Textfig. 135). Häufig sind die Falten recht unregelmässig vertheilt, seichtere und tiefere beliebig abwechselnd; auch entspringen sie oft nicht allseitig aus der Ovarialhöhle, sondern vorwiegend an einer — gewöhnlich der der Leibeswand abgekehrten — Seite. Zuweilen bilden sich aber auch die Faltungen

ziemlich regelmässig an allen Seiten in Form von breiten Lappen oder blasenförmigen Ausstülpungen, die an den blinden Enden bald selbst wieder sich gabeln und verzweigen, und der ganze Eierstock zeigt dann ein mehr oder minder deutlich ausgeprägtes traubenförmiges Aussehen (viele *Molgula*, *Ascidia*, *Ascidiella*).

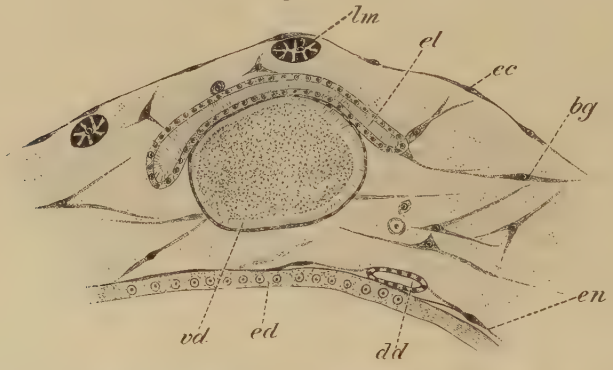
Da, wo die Faltungen nur wenig zahlreich sind und besonders deutlich auf jungen Stadien, lässt sich häufig leicht feststellen, dass die grössten Eizellen in und an der medianen Partie des Keimepithels liegen, während seitlich die Umbildung der noch indifferenten Elemente des Epithels zu Propagationszellen sich einleitet (vgl., besonders für *Styelopsis* Textfig. 141). Das ist aber nicht überall ausnahmslos in der gleichen Weise der Fall, denn zuweilen beobachtet man, wie neue Eier mitten zwischen älteren sich bilden (*Molgula*, Textfig. 139), und zwar nicht nur seitlich und ventral im Keimstock, sondern manchmal auch dorsal, resp. an der Aussenwand. Nur da, wo ein Flimmerepithel die Ovarialhöhle begrenzt, entstehen sie nicht. Namentlich im hintersten Theil noch nicht vollkommen ausgebildeter Ovarien kann man feststellen, dass im ganzen Umkreis des Keimepithels Eier sprossen (*Clavelina*). Zuweilen lässt sich aber auch im Eierstock nur ein einziger Streifen feststellen, in dessen Bereich die Eizellen ausschliesslich entstehen (*Distaplia occidentalis*). Wenn zufälliger Weise in diesem Streifen zuerst seitlich und nicht in der Mitte die ersten Eizellen auftreten, hat es den Anschein, als ob auch hier zwei seitliche getrennte Keimzonen im Ovarium vorhanden wären. Doch wird in diesem Fall die Bilateralität nur vorgetäuscht (Bancroft). Es scheint mir wichtig, darauf, dass auch bei der *Clavelina* durchaus nicht überall zwei völlig getrennte Keimstreifen rechts und links im Ovarium auftreten, schon hier hinzuweisen, weil Van Beneden und Julin und später auch Maurice und Floderus aus dem Vorkommen paariger Proliferationsstellen den Schluss gezogen haben, dass der einzige Eierstock der von ihnen untersuchten Formen (*Clavelina*, *Fragaroides*, *Perophora*, *Ciona*, *Ascidiella?*) in Wirklichkeit zwei paarig rechts und links aufgetretenen Ovarien entspricht, die denen der Vertebraten zu vergleichen seien und die sich untereinander vereinigt hätten. Ich werde in dem die Ontogenie der Ascidien behandelnden Kapitel auf diese Auffassung zurückkommen und sie einer eingehenderen Besprechung unterziehen müssen. Hier nur die Bemerkung, dass sie mir selbst für die *Clavelina* nicht zutreffend zu sein scheint, obwohl bei dieser zuweilen das Hinterende des Eierstocks in zwei kleine Zipfel sich auszieht, die auf den Querschnitten natürlich wie zwei selbstständige, nebeneinander liegende kleine Ovarien erscheinen können.

Die Art, wie das Keimepithel auf embryonalen Stadien sich faltet, bestimmt in erster Linie den Bau und die Gestalt des ausgebildeten Ovariums. In der Regel bleiben alle Falten mit dem ursprünglichen centralen Lumen der Ovarialanlagen innig verbunden und in der nächsten Nachbarschaft des ältesten Ovarialabschnittes liegen, so dass der ganze

Eierstock wie ein gefalteter Sack zwar in der Form recht verschieden sein kann, jedoch einen einheitlichen, ungetheilten Körper, wenigstens dem unbewaffneten Auge oder bei ganz schwachen Vergrösserungen, darzustellen scheint. Bildet aber die junge Eiröhre frühzeitig weit abstehende grosse Nebenäste oder gabelt sie sich in gleich starke, weit auseinanderlaufende Zweige, so entstehen die Ovarien, die weiter unten als „verzweigte“ besonders erwähnt sind.

In histologischer Beziehung stellt die Ovararialwand ein einschichtiges Epithel dar, dessen Zellen an den verschiedenen Stellen ein sehr wechselndes Aussehen zeigen. Da, wo keine Eier sich bilden, sind die Elemente in der Regel sehr klein, zumeist ungefähr cubisch oder

Fig. 136.



Aus einem Querschnitt durch das Abdomen von *Clavelina lepadiformis* die mediane Dorsalregion mit Eileiter und Vas deferens, $^{396}/_{1}$.
bg = Bindegewebszellen; *dd* = darmumspinnende Drüse; *ec* = ektodermales Hautepithel; *ed* = Enddarmepithel; *el* = Eileiter; *en* = endothelartige Bildungen am Intestinum, aus Mesenchymzellen entstanden; *lm* = Längsmuskeln; *vd* = Vas deferens.

pflastersteinförmig, manchmal auch stärker abgeflacht, oder im Gegentheil ansehnlich hoch, prismatisch. Sicher häufiger, als es bisher beschrieben worden ist, erscheint dieses die Ovarialhöhle bekleidende Epithel bewimpert oder mit Cilien versehen und gleicht dann durchaus der Wandung des Eileiters. Eine scharfe Abgrenzung zwischen Oviduct und Eierstock im engeren Sinne lässt sich dann kaum vornehmen, und es dürfte auch nicht viel zu einer besseren Vorstellung beitragen, wenn man sich etwa so ausdrücken wollte, dass in diesen Fällen das Eileiterepithel sich an bestimmten Stellen bis tief in die Ovarialhöhle hinein fortsetzt. Die Flimmern sind gewöhnlich recht fein und in Exemplaren, die nicht mit grosser Sorgfalt conservirt wurden, meist überhaupt nicht mehr nachweisbar. Manchmal aber sind sie auch besonders kräftig entwickelt und sehr resistent (*Molgula occulta* in Textfig. 139, *Chelyosoma productum*, *Ciona*, *Styela rustica* u. s. w.).

Da, wo die Eier sich entwickeln, nehmen die geschilderten indifferenten oder bewimperten Zellen ein anderes Aussehen an. Sie runden

sich mehr oder minder ab, erscheinen zum Theil durch den gegenseitigen Druck polyedrisch gestaltet und zeigen vor allem einen grossen, bläschenförmigen, mit einem mächtigen Nucleolus versehenen Kern, der unverkennbar ein junges Keimbläschen ist. In dem die Eibildung behandelnden Abschnitt ist die Umbildung der Zellen des Keimepithels zu den mit Follikel und Testazellen versehenen Eizellen eingehend beschrieben.

β. Der Eileiter. Wie oben bereits erwähnt wurde, stellt der Eileiter die directe Fortsetzung der Ovarialwand dar und besteht wie diese aus einem einschichtigen Epithel (Textfig. 136). Gewöhnlich sind die Zellen ziemlich klein und würfelähnlich gestaltet, doch kommen auch sehr stark abgeflachte, platte Elemente vor, und andererseits begegnet man zuweilen ansehnlich hohen Cylinderzellen. Der histologische Charakter ist durchaus nicht immer an allen Stellen der gleiche, und namentlich an der Mündungsstelle in den Peribranchialraum oder die Cloake kann das zuweilen in besonderer Weise gefaltete Epithel merklich verdickt sein, ohne aber seine Einschichtigkeit zu verlieren. Andererseits scheint es zuweilen, dass bei strotzender Füllung mit Eiern die Eileiterwand sich nur unter gleichzeitiger Abflachung ausdehnen und das Canallumen erweitern könnte. Was oben über die Bewimperung der Ovarialwand bemerkt wurde, gilt in gleicher Weise auch für den Eileiter, und dieser dürfte in den meisten Fällen, wenn nicht immer, ein Flimmerkleid tragen, selbst dann, wenn er ein Plattenepithel darstellt. Bemerkenswerth ist es, dass bei *Perophora Listeri* die Oviductzellen an der dem Canallumen zugekehrten Seite eine Schicht sehr feiner circulär verlaufender Muskelfibrillen ausscheiden (Fig. 7, Taf. XXVI), die selbstständige Contractionen, Erweiterungen und Verengungen des Eileiters hervorrufen können. Sie müssten für die Fortbewegung der Eier von Wichtigkeit sein, um so mehr, als hier Flimmern gänzlich fehlen sollen (Van Beneden und Julin). Dass sich in der Nähe des Oviducts im umgebenden Mesenchym sehr häufig Muskeln entwickeln, die sich in bestimmter Weise an die Wand des Eileiters anlegen, dessen Verlauf folgen oder in bestimmten Winkeln sich inseriren, ist oben (p. 601) bereits bemerkt worden; und sicher haben diese Muskelstränge eine gewisse Bedeutung für die Ueberführung der reifen Sexualzellen aus dem Ovarium in den Cloakenraum.

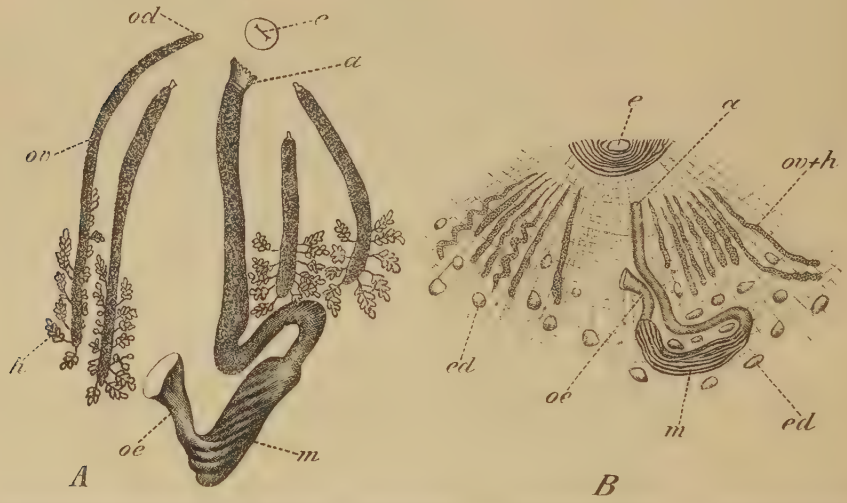
b. Die Gestalt.

Die Ovarien der verschiedenen Arten zeigen überaus verschiedene Formen. Da, wo die männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen in allernächster Nachbarschaft nebeneinander liegen und wie zu einem einheitlichen Organ vereinigt erscheinen, ist es nicht immer ganz leicht, von den Hoden zu abstrahiren und nur die Gestalt des Eierstocks festzustellen. Die Angaben der früheren Autoren beziehen sich in solchen Fällen auch stets auf die gesammte Zwitterdrüse, und es ist hier in der That nur von untergeordneter Wichtigkeit, welche Formen die beiden

sie zusammensetzenden Theile im Einzelnen zeigen. So wie die Gestalt der ganzen Zwitterdrüse erweist sich auch die des Ovariums und des Hodens, nur wenige Ascidien ausgenommen, selbst bei ganz nahen Verwandten recht variabel, und andererseits kehren die gleichen oder doch sehr ähnliche Formen der Zeugungsorgane bei im System sehr weit voneinander entfernten Arten wieder. Im Wesentlichen wird fast überall die Gestalt des Ovariums durch den die Eizellen producirenden Abschnitt, durch das Keimepithel bestimmt. Der Eileiter tritt an Volumen in der Regel so sehr zurück, dass er nur wie ein stielförmiger Anhang am eigentlichen Ovarium erscheint.

a. Wie erwähnt, kann als die Grundform des Eierstocks eine einfache schlauch- oder sackähnliche angesehen werden; sie ist bei

Fig. 137.



Geschlechtsapparat und Darmtractus zweier *Styela*. (Nach Herdman.) A. *Styela Gibbsii*, schwach vergrössert. B. *Styela Joannae*, $^2/_1$.
a = After; *e* = Egestionsöffnung; *ed* = Endocarps; *h* = Hoden; *m* = Magen; *od* = Oviduct; *oe* = Oesophagus; *ov* = Ovarium.

den kleineren einfachen Ascidien sehr weit verbreitet. Ganz glatt, wie auf jugendlichen Entwickelungsstadien, wird in vollständig entwickelten, geschlechtsreifen Thieren die Schlauchwand kaum jemals sein, aber wo nur wenig Eier producirt werden, erscheint doch zumeist die einfache Sackform nur wenig gestört (vgl. oben p. 630). Häufig ist das Ovarium nur kurz und gedrungen, und dann nimmt es mehr oder minder deutlich ausgeprägte Bläschengestalt an (*Hypobythius*), oder es ist birnförmig, indem es sich an dem Ende, an welchem der Eileiter entspringt, verjüngt und stielförmig auszieht.

Häufig, und zwar besonders dann, wenn zahlreiche Polycarpen vorhanden sind, erscheinen die Ovarien als kleinere rundliche, beerenförmige Gebilde. Diese besitzen öfters, wenn typische zwitterige Drüsen aus-

gebildet sind, an bestimmten Stellen dellenförmige Vertiefungen, in welche die Hodenfollikel sich einsenken. Dass die Gestalt dieser Polycarpen und auch der Ovarien in einem Individuum recht verschieden sein kann, zeigt Fig. 13, Taf. XXVI, für *Polycarpa tuberosa*, bei der neben kugeligen Geschlechtsdrüsen längere oder kürzere wurst- oder bohnenförmige angetroffen werden.

Umgekehrt sieht man aber oft auch den Ovarialsack cylindrisch und schlauchförmig längsgestreckt, und es lassen sich bei manchen artenreichen Gattungen alle möglichen Uebergangs- und Zwischenformen zwischen bläschenförmigen und kolbenförmigen und langgestreckten, fast fadenförmigen Eierstöcken nachweisen. Auf Tafel XXVI sind einige verschiedene Formen solcher Ovarien besonders für eine Anzahl Molguliden gezeichnet. Sind die Ovarien langgestreckte Schläuche, so verlaufen sie nur selten gerade; meist sind sie mehr oder minder stark gebogen und häufig auch geschlängelt (*Cynthia mauritiana* Drasche).

Finden sich in einem Thiere mehrere Ovarien, so zeigen diese zuweilen nicht unbedeutende Formverschiedenheiten (Textfig. 121, p. 500; Fig. 1, Taf. XXVI). Ganz besonders mannigfaltig sind die Polycarpen der Gattung *Polycarpa* gestaltet, und zuweilen bemerkt man in einem Individuum ganz verschieden geformte Drüsen nebeneinander. So begegnet man bei *Polycarpa varians* (Fig. 8, Taf. XXVI) ausser kürzeren beeren- und bohnenförmigen Gonaden noch langgestreckte, zuweilen miteinander anastomosirende schlauchförmige Zwitterdrüsen, die auch zahlreichere Geschlechtsöffnungen als die anderen tragen.

Da, wo die Ovarien mit den Hoden zu Zwitterdrüsen innig verbunden sind, lässt es sich bei nur äusserer Betrachtung häufig nicht genau feststellen, inwieweit die Unterschiede in der Gestalt durch den weiblichen oder männlichen Zeugungsapparat hervorgerufen werden. Immerhin kann man sich aber zumeist leicht davon überzeugen, dass Formunterschiede der Ovarien vorhanden sein müssen. So sieht man in Textfig. 137*B*, dass so wie die gesammten Zwitterdrüsen, auch die verschiedenen Eierstöcke eines Individuums zwar alle schlauchförmig, aber bald mehr, bald weniger schlank gestreckt, bald mehr, bald weniger deutlich korkzieherartig geschlängelt sind; und ähnliche Beispiele liessen sich viele anführen. Wo aber Hoden und Ovarien im Zwitterorgan scharf voneinander sich abheben, treten auch die Gestaltverschiedenheiten der Eierstöcke eines Thieres deutlicher hervor, wie z. B. Textfig. 137*A* für *Stycla Gibbsii* erkennen lässt, und wie Fig. 13, Taf. XXVI, für *Polycarpa tuberosa* zeigt. Auch da, wo, wie bei vielen Molguliden und Cynthideen, nur zwei Geschlechtsdrüsen, eine rechts und die andere links, sich ausbilden, können diese in der Gestalt recht erheblich voneinander verschieden sein, und zwar finden sich solche Verschiedenheiten nicht nur dann, wenn die Organe sack- oder schlauchähnlich geformt sind, sondern sie treten sogar besonders auffallend hervor, wenn die Drüsen etwas complicirter geformt und mannigfaltiger gegliedert sind.

Diese complicirter gestalteten Ovarien entstehen dadurch, dass die Wandungen sich in verschiedener Weise ein- und ausbuchten. Am häufigsten treten allseitig mehr oder minder zahlreiche, grössere oder kleinere, verschieden geformte Erhebungen auf, so dass die Schlauch- oder Sackform in eine traubenähnliche übergeht. Es fällt nicht schwer, selbst innerhalb kleinerer Gruppen bei nahe Verwandten alle möglichen Zwischenformen nachzuweisen, die in continuirlicher Reihe einerseits an einfache Ovarialsäcke, andererseits an typische Geschlechtstrauben anschliessen. Typische Beispiele für solche Reihen findet man unter den Cynthideen, deren Sexualapparate besonders eingehend von Lacaze-Duthiers und Delage beschrieben worden sind. Die hier anzuführenden Arten besitzen zwar echte Zwitterdrüsen, in denen Hoden und Ovarien dicht nebeneinander lagern, aber die Formunterschiede dieser letzteren sind doch im Wesentlichen die gleichen wie die des Gesammtorgans. Bei *Microcosmus spinosus* sind im voll thätigen Ovar nur sehr undeutlich buckelförmige Erhebungen zu erkennen, und das Organ erscheint daher noch durchaus sackartig, während es bei *M. vulgaris* und *M. polymorphus* nach Heller in eine Anzahl grosser Lappen sich spaltet. Die Drüse von *Cynthia morus* ist bereits ausgeprägt traubenförmig, aber die sehr zahlreichen Beeren liegen, besonders an den Enden, dicht gepresst nebeneinander. Bei *Cynthia sigillata* ist die Gonade schlanker längsgestreckt und zeigt ihre einzelnen Follikel etwas mehr isolirt, und ähnlich verhält sich *Forbesella tessclata*, nur dass vielleicht, wenigstens stellenweise, die einzelnen Beeren der sehr langen Geschlechtstrauben noch selbstständiger, isolirter erscheinen. Weiter vorgeschritten ist die Auflösung der Geschlechtstrauben bei *Cynthia discrepans* nach Sluiter (1898). Die hinteren Abschnitte der paarigen Zwitterdrüsen sind traubenähnlich und werden durch einen gemeinsamen Ausführungsgang auf jeder Seite zusammengehalten; im vorderen Theil aber haben sich die einzelnen Beeren der Geschlechtstraube völlig voneinander getrennt und erinnern an die Polycarps der Styelinen, nur dass ihnen die Ausführungsgänge fehlen sollen. Bei *Cynthia corallina* endlich erscheint nach Roule (1885) die Zerstückelung der grossen Zwitterdrüse jederseits vollkommen durchgeführt, denn es finden sich, ganz wie bei der Gattung *Polycarpa*, nur Gruppen zahlreicher, gar nicht mehr untereinander verbundener, kleiner Zwitterapparate, von denen jeder seine besonderen ausführenden Canäle besitzt. Zu diesen Verschiedenheiten kommt noch, dass die Ovarialform im Laufe der Lebenszeit des Thieres in nicht unerheblicher Weise sich verändert, denn während der Geschlechtsreife ist sie eine andere als längere Zeit vorher und als später, wenn die Eier entleert worden sind und die Rückbildung des Organs bereits eingetreten ist. Doch haben wir hier nur die in voller Thätigkeit stehenden Eierstöcke in Betracht zu ziehen. Dass die traubenförmigen Ovarien der linken und rechten Körperseite eines Thieres sich zuweilen recht auffallend in der Gestalt unterscheiden, ist oben bereits bemerkt worden; und ebenso fehlt es nicht an Beispielen

für individuelle Verschiedenheiten, die zumeist mit dem grösseren oder geringeren Reichthum an erzeugten Geschlechtszellen im Zusammenhang zu stehen scheinen.

Bilden sich auf frühen Entwickelungsstadien der Geschlechtsdrüsen einige Aussackungen, die selbstständig weiter wachsen und eine relativ bedeutende Grösse erlangen, so entstehen verzweigte Ovarien, wie sie besonders für die Gattung *Dendrodoa* charakteristisch sind, gelegentlich sich aber auch bei anderen Formen finden. Es scheint, dass in mehreren Gruppen selbstständig diese Ovarialform aufgetreten ist und sich vervollkommnet hat. Eine fortlaufende Reihe lässt sich innerhalb des Genus *Dendrodoa* feststellen, das rechtsseitig eine umfangreiche Zwitterdrüse trägt. Bei *D. Kükenthali* finden sich 2, zuweilen auch 3 Aeste, bei *D. subpedunculata**) und *D. lineata* normaler Weise 4, ausnahmsweise bei der zuletzt genannten Form auch 5, während *D. glandaria* stets 5 zu besitzen scheint. Noch reicher verzweigt zeichnet Ritter (1899) den Geschlechtsapparat der *D. tuberculata*. Auch in der Gattung *Styela* macht sich bei einigen Arten eine Verzweigung der Gonaden bemerkbar. *Styela nisiotis* hat nach Sluiter (1900) links 3 „verästelte Drüsenschläuche", rechts 2 oder 3; doch müssen die Verzweigungen sehr unbedeutend sein, da in den Abbildungen nur kleinere lappenförmige Erhebungen zu sehen sind. Bei *Styela cerca* Sluit. liegt links eine kleine uförmige Gonade, während rechts zwei sehr lange Gabeläste zu beobachten sind, und bei *St. Pfefferi* finden sich nach Michaelsen jederseits zwei verzweigte, in etwa $^1/_2$ Dutzend Aeste auslaufende Ovarien. — In der Gattung *Ascidia* haben sich verzweigte Geschlechtsdrüsen bei *Asc. tenera* Herd. ausgebildet.

Ausser den bisher erwähnten Formtypen kommen hin und wieder bei einzelnen Arten etwas aberrant gestaltete Eierstöcke vor, die sich in der Regel aber leicht auf einen anderen Typus zurückbeziehen, resp. von diesem ableiten lassen. Besonders hervorheben möchte ich hier nur die ringförmigen Gonaden, die nach Herdman (1899) bei *Molgula mollis* jederseits in der Einzahl auftreten. Da die meisten Molguliden einfache sack- oder traubenartige Ovarien tragen, ist es vielleicht nicht unwahrscheinlich, dass, wie ich glaube, die Ringform durch stärkere Krümmung und Verwachsung der freien Ränder einer ursprünglich wurstförmigen Zwitterdrüse sich gebildet hat.

b. Die Gestalt des Eileiters ist vielleicht in der Mehrzahl der Fälle für das Aussehen des gesammten Eierstocks oder der Zwitterdrüse fast ohne jede Bedeutung, denn es erscheint der Oviduct zumeist nur wie ein dünner, fadenförmiger Anhang des massigen Keimstocks, oder wie ein feiner Stiel einer mächtigen Traube (vgl. ausser den Abbildungen auf

*) Im Text erwähnt Ritter (1899) ausdrücklich, dass das Ovarium dieser Species aus einem Basalstamm bestehe, an dem vier Aeste sitzen, in der Abbildung ist dagegen die Verzweigung eine reichere.

Taf. XXVI noch Textfig. 138*A*). Der Eileiter stellt eine Röhre dar, deren Lumen zuweilen an verschiedenen Stellen verschieden weit ist; und überdies verhalten sich gewöhnlich die äussersten Enden abweichend, während das Mittelstück, das freilich sich manchmal fast über die gesammte Länge erstreckt, im Wesentlichen unverändert einfache Schlauchform behält.

Die Eileiterröhre ist oft, namentlich bei kleinen Synascidien, im Ruhestadium, bevor die Eier in sie übergetreten sind, so fein, dass die Geschlechtszellen in ihr keinen Raum fänden, wenn nicht eine Erweiterung des Lumens einträte. In solchen Fällen ist der Oviduct, besonders wenn er in dichter Nachbarschaft des Samenleiters verläuft, sehr leicht zu übersehen, wenn nicht gelungene Querschnittsserien zur Untersuchung vorliegen. Die Erweiterung des Eileiterlumens geschieht wohl nur in selteneren Fällen dadurch, dass die Wandung selbst sich ausdehnt, sondern zumeist in der Weise, dass die einander genäherten oder dicht aneinander liegenden Theile des Eileiterepithels (vgl. für *Clavelina* Textfig. 136, für *Styelopsis* Textfig. 141) dort, wo die Eier hindurchgleiten, vorübergehend auseinanderweichen. Oft ist auch die Eileiterwandung gefaltet, und nur wenn sich das Lumen mit Eiern füllt, glättet sich das Epithel. Bei *Ciona intestinalis* (siehe Fig. 8, Taf. XXII) und bei manchen anderen Monascidien kann dann der Oviduct eine erstaunlich grosse Zahl Eier gleichzeitig enthalten, doch verläuft die Entwickelung der Embryonen ausnahmslos ausserhalb des Eileiters.

Das in das eigentliche Ovarialepithel sich fortsetzende Ende des Eileiters ist immer mehr oder minder stark trichterförmig erweitert, und zumeist, oder wenigstens sehr häufig, lässt sich, worauf bereits oben hingewiesen wurde, eine scharfe Grenze zwischen beiden Theilen des Ovariums gar nicht feststellen. Wie z. B. der in Textfig. 139 für *Molgula occulta* abgebildete Schnitt zeigt, setzt sich das Flimmerepithel des Eileiters an einer bestimmten Stelle bis weit in die Ovarialhöhle fort, um in dieser als ein ziemlich breiter Streifen von dem eigentlichen Keimepithel histologisch scharf sich zu unterscheiden. Bei der Betrachtung der Geschlechtsdrüse in toto scheint der Eileiter viel kürzer zu sein, da eben sein hinteres Ende ganz in den Bereich des blasenförmig erweiterten, die Eier bildenden Ovarialabschnitts fällt.

Der in die Cloake oder in den Peribranchialraum mündende Theil des Eileiters zeigt sehr häufig eine ganz eigenartige Beschaffenheit. Zumeist verläuft er ganz genau oder doch wenigstens ziemlich gerade nach vorn, und seine Oeffnung liegt terminal am vordersten Ende; doch kann sie auch seitlich und nach hinten verlagert sein und an der Dorsalwand des Canals auftreten (z. B. *Ciona intestinalis*, Textfig. 142). Vielleicht häufiger, als es bisher beobachtet ist, bildet das Endstück des Oviducts eine nach hinten gekrümmte Schleife, so dass die Mündung weiter hinten liegt, als der Schleifenbogen nach vorn emporsteigt. Man kann dann zwar den Eileiter ziemlich weit vorn beim After nachweisen, seine Mün-

Erklärung von Tafel XXVI.

Ascidien.

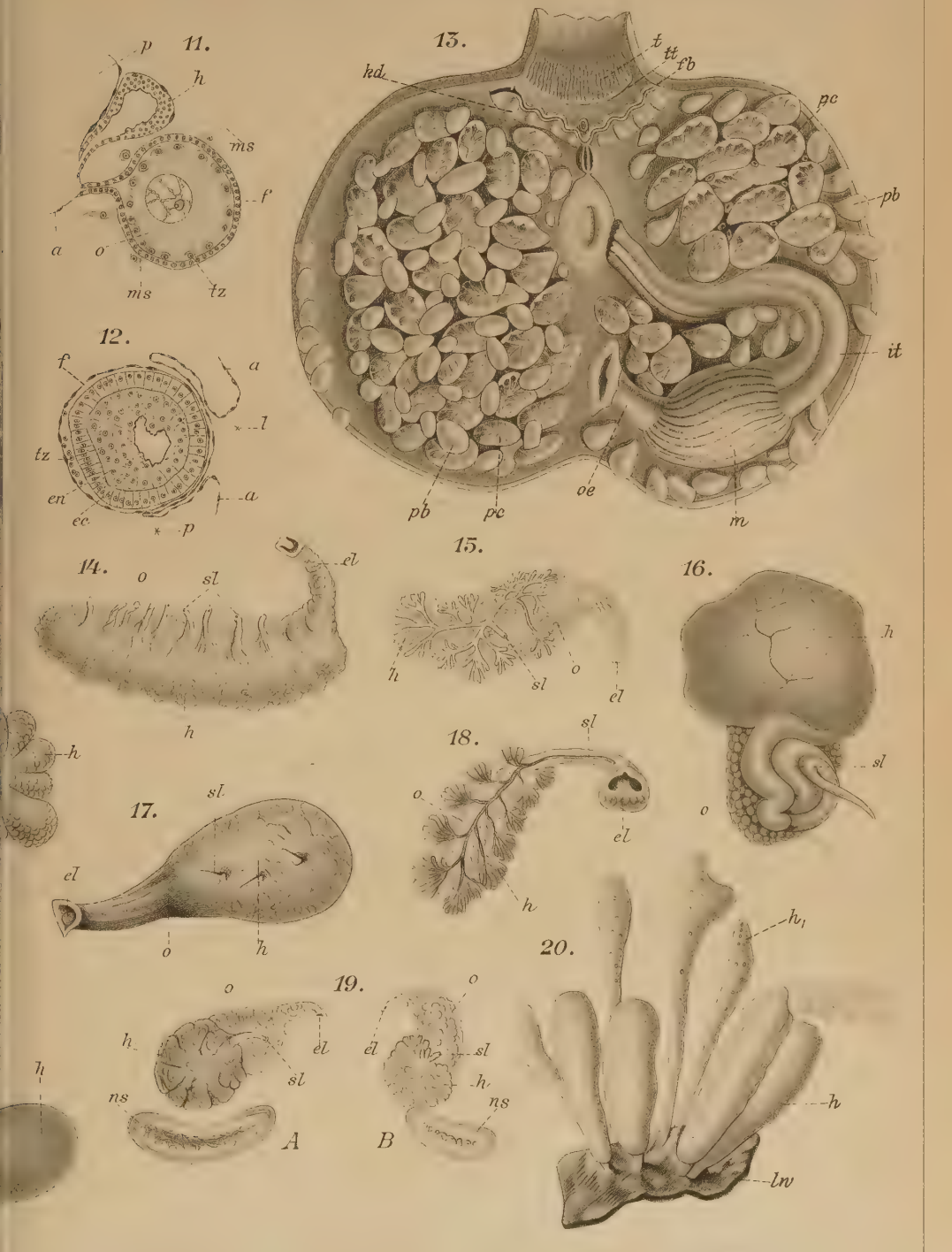
Fig.

1. Anatomie der *Styela variabilis* nach Entfernung des Kiemendarms. (Nach Lacaze Duthiers und Delage.) $\frac{5}{1}$.
2. Die Region der Einmündungsstellen des Darms und der Geschlechtsorgane in die Cloake von einer *Perophora Listeri*. $\frac{14}{1}$.
3. Bildung des Zwitterapparates bei *Perophora Listeri*. Die Eibildung beginnt hier an der Basis des Bläschens und nicht an zwei seitlich gelegenen Streifen. $\frac{267}{1}$.
4. Zwitterapparat einer jungen *Perophora*. Die Hoden enthalten z. Th. bereits reife Spermatozoen. $\frac{14}{1}$.
5. Eine der zahlreichen Zwitterdrüsen von *Stolonica aggregata* Frbs. u. Hnl. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) $\frac{20}{1}$.
6. Hoden derselben Species, nach Rückbildung des weiblichen Theils der Zwitterdrüse (?). (Nach Lacaze und Delage.) $\frac{20}{1}$.
7. Theil des Ei- und Samenleiters von *Perophora Listeri*. (Nach Van Beneden und Julin.) Immers. $\frac{1}{18}$.
8. Stück aus der Leibeswand mit Polycarpen von *Polycarpa varians*. Die Parietalbläschen sind unmittelbar über ihrer Basis abgeschnitten. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage.) Circa $\frac{7}{2}$. ♀♂, die weiblichen und männlichen Geschlechtsöffnungen liegen so dicht nebeneinander und sind so klein, dass sie bei der angewendeten Vergrösserung als gesonderte Perforationen nicht sichtbar sind.
9. Schematische Darstellung der Zwitterdrüse einer *Polycarpa*.
10. Zwitterdrüse einer *Polyzoa pictonis* Forma *typica*. (Nach Michaelsen.) $\frac{30}{1}$.
11. Schnitt durch die Geschlechtsorgane eines jungen *Botryllus violaceus*. $\frac{202}{1}$.
12. Schnitt durch einen im Peribranchialraum liegenden Embryo von *Botryllus violaceus*. $\frac{123}{1}$.
13. Anatomie der *Polycarpa tuberosa* nach Entfernung des Kiemendarms. (Nach Lacaze und Delage.) $\frac{5}{2}$.
14. Zwitterdrüse einer *Molgula (Anurella) oculata*. (Nach Lacaze-Duthiers.) Fast natürliche Grösse *).
15. Zwitterdrüse einer *Molgula (Anurella) solenota*. (Nach Lacaze-Duthiers.) Circa $\frac{3}{1}$.
16. Zwitterdrüse einer *Molgula pyriformis*. (Nach Michaelsen.)
17. Zwitterdrüse einer *Eugyriopsis Lacazei*. (Nach Roule.) $\frac{2}{1}$.
18. Zwitterdrüse einer *Molgula (Anurella) Bleizi*. (Nach Lacaze-Duthiers.) Circa $\frac{4}{1}$.
19. *A* Rechte Zwitterdrüse und Nierensack von *Ctenicella appendiculata*, von innen gesehen. Circa $\frac{3}{2}$.
    B Zwitterdrüse und Niere von *Ctenicella morgatae*, von innen gesehen. (Nach Lacaze-Duthiers.) Circa $\frac{2}{1}$.
20. Leibeswand mit 8 Hodenschläuchen, von denen 4 bereits entleert sind, einer die Spermawolke eben ausschleudert, von *Styela variabilis*. (Nach Lacaze und Delage.) Circa $\frac{24}{1}$.

h_1 = Entleerte Hodenfollikel bei *Styela variabilis*; *lw* = Leibeswandung; *ns* = Nierensack der Molguliden; *pb* = Parietalbläschen oder Endocarpen; *pc* = Polycarpen oder Zwittergonaden; *tt* = Tentakelträger.

*) Lacaze-Duthiers giebt keine Vergrösserungen an. Ich habe es daher versucht, unter Zugrundelegung des beschreibenden Textes die angewendeten Vergrösserungen für diese und die folgenden Abbildungen zu bestimmen.

1.
fb
t
fq
kd
pb
o
h
it
o
e
oe
m
h1
2.
b
el
a
ks
el
sl
h
3.
sl
el
sl
el
o
el
4.
h
o
h
sl
el
6.
bg
7.
sl
8.
pb
pc
♀
♂
9.
o
el
el
sl
h
el
sl

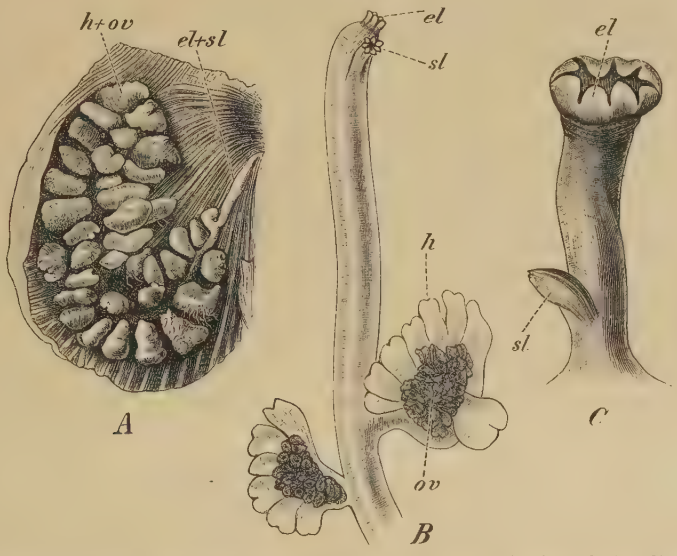


Lith. Giesecke & Devrient

dung in die Cloakenhöhle aber liegt in deren hinterstem Abschnitt, nahe der hinteren Cloakenwand. Dieses absteigende Endstück des Eileiters soll sich nach Lahille bei *Glossophorum sabulosum* sackartig erweitern und die sogenannte Bruttasche darstellen, während Bancroft (1899) an der Brutsackbildung bei *Distaplia* hauptsächlich eine Ausstülpung der Cloakenwand, in die der absteigende Ast des Oviducts sich öffnet, sich betheiligen lässt. Doch findet man nähere Angaben über die Brutsackbildungen im vierten Abschnitt dieses Kapitels.

Vom ektodermalen Cloakenepithel bekleidet, springt der Endabschnitt des Oviducts zumeist kaminartig, als längerer oder kürzerer Zapfen in die Cloakenhöhle vor, während sich gleichzeitig oft der histologische

Fig. 138.



A = rechte Zwitterdrüse von *Cynthia haustor*, $^1/_1$. *B* = der Endabschnitt dieser Gonade bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet, $^6/_1$. *C* = Endabschnitte des Ei- und Samenleiters von *Cynthia Roretzii*, $^8/_1$. (Nach Drasche.)
el = Eileiter; *h* = Hodenfollikel; *ov* = Ovarialbläschen; *sl* = Samenleiter.

Charakter seiner Wandung ein wenig verändert, indem das Epithel sich etwas verdickt (*Styelopsis*) oder auch noch stärker abflacht. Dieser Endzapfen des Oviducts läuft zuweilen mit verjüngtem Ende aus (*Cynthia haustor*, Textfig. 138 *B*), häufiger erweitert er sich trichterartig, und sein Rand verhält sich dann verschieden. Ganz glatt, kreisförmig oder elliptisch ist er in der Regel nur dann, wenn die Oeffnung klein ist, doch kommt das ausnahmsweise auch bei sehr weiten Mündungen vor, wie z. B. der kurze, hornförmige, mit weitem Trichterrand endigende Eileiter der *Stolonica aggregata* beweist (Fig. 5, Taf. XXVI). Ist die Oeffnung besonders weit, so erscheint ihr Rand zuweilen herzförmig (*Ciona*) oder regelmässig oder ungleichförmig gelappt, gezähnt oder gefranst und bildet — ähnlich wie

häufig der Anusrand — öfters eine im Aussehen sehr wechselnde Rosette. Bei *Cynthia Roretzii* (Textfig. 138 *C*) ist diese achtlappig. In vielen Fällen ist der Rand unregelmässig herzförmig oder 8förmig gestaltet, ohne dass ihn besondere Rosettenblätter umstellten. In mehreren Abbildungen auf Taf. XXVI erkennt man unschwer einige verschiedene Formen der Oviductendigungen bei Molguliden; sie bedürfen keiner weiteren Erläuterung, nur auf die besonders grosse, herzförmige Mündung bei *Molgula* (*Anurella*) *Bleizi* (Fig. 18) sei besonders hingewiesen. Sehr eigenartig ist die Oviductöffnung bei *Fragaroides aurantiacum* nach den Beobachtungen von Maurice; sie stellt nämlich einen ganz besonders langen Schlitz dar, der an der Dorsalwand des Eileiters auftritt und von dem vorderen Oviductende, das nahe beim After liegt, bis zur hinteren Cloakenwand reicht. Die Länge der Schlitzöffnung entspricht also ungefähr der halben Cloakenlänge.

c. Die Grösse.

Die Grösse der Eierstöcke ist zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden. Bei den Arten, bei denen nur zu einer ganz bestimmten Jahreszeit die Geschlechtsreife eintritt, vergrössern sich in dieser Periode rasch die Genitalorgane, obgleich das Thier selbst schon früher seine volle Grösse erreicht hatte. Ebenso collabiren die Gonaden gewöhnlich bald nachdem die Zeit der Geschlechtsreife vorüber ist, während das Thier häufig noch längere Zeit voll lebenskräftig bleiben kann. Bei diesen Verschiedenheiten werden wir hier nur die Grössen der auf der Höhe ihrer Thätigkeit stehenden Geschlechtsdrüsen zu betrachten haben. Was oben für die Gestalt der Eierstöcke bereits bemerkt wurde, gilt auch für ihre Grösse: wo Hoden und Ovarien zu einer Zwitterdrüse innig verbunden sind, lassen sich die Dimensionen der beiden einzelnen Theile nicht leicht bestimmen, und die folgenden Grössenangaben beziehen sich in diesen Fällen auf die Gesammtgonade und nicht nur auf den Eierstock.

Stellt der Oviduct ein kurzes, aber verhältnissmässig breites Trichterstück dar, das ohne deutliche äussere Grenze dem Ovarium anliegt, so beziehen sich die Grössenangaben der Autoren auf den gesammten Eierstock; erscheint aber der Eileiter als ein selbstständiger, scharf abgegrenzter fadenförmiger Anhang, so gelten die Grössen nur für den das Keimepithel führenden Abschnitt des Geschlechtsapparats und nicht auch für die Ausführungsgänge. Häufig lässt sich aber auch überhaupt nicht erkennen, in welcher Weise die Masse genommen worden sind.

Klein sind die Eierstöcke da, wo — wie bei vielen Synascidien — nur wenig Eier producirt werden; doch erlangt in manchen Fällen auch dann das Ovarium dadurch eine im Vergleich zum ganzen Körper bedeutende relative Grösse, dass die einzelnen Eier verhältnissmässig sehr gross werden. So können z. B. bei manchen Didemniden und Diploso-

miden (vgl. besonders weiter unten im systematischen Theil die Abbildung von *Didemnoides macroophorum*) die wenigen Eier den ganzen hinteren Körperabschnitt ausfüllen, beziehungsweise mächtige bruchsackartige Ausstülpungen zur Zeit der Geschlechtsreife hervorrufen. Bei manchen Polycliniden wachsen die Ovarien zu mächtigen langen Schläuchen oder Trauben heran, die nahezu die Hälfte der ganzen Körperlänge erreichen können, und überdies finden sich noch Embryonen und in Furchung begriffene Eier im Peribranchialraum (*Amaroucium proliferum*). Die absoluten Grössen der Ovarien einer Anzahl Synascidien wird man unschwer aus mehreren Abbildungen der Taf. XXXVII und XXXVIII, sowie aus den Textfiguren, die den systematischen Theil begleiten, entnehmen können.

Bei den kleinen Arten der Monascidien sind auch die Ovarien nur wenig umfangreich und bleiben zuweilen sogar an Volumen hinter manchen Synascidien zurück. So misst z. B. der Eierstock der *Molgula georgiana*, die ungefähr eine Länge von 14 mm erreicht, nur 0,8 mm in der Länge und 0,4 mm im Maximum der Breite (Michaelsen). Für die kleinsten Monascidien, *Styela pusilla* und *Bathyoncus minutus*, fehlen mir leider jede Anhaltspuncte zur Bestimmung der Ovariengrössen, aber bei den höchstens 1 cm grossen *Styelopsis grossularia* der Ostsee erreicht der Eierstock bereits eine ziemlich ansehnliche Länge, denn er erstreckt sich zuweilen über ungefähr $^3/_4$ der grössten Körperaxe. Die Nordsee- und atlantischen Formen dieser Art, die bedeutend grösser werden, besitzen oft 12—13 mm lange Ovarialschläuche.

Bei den grossen Monascidien erlangen die Ovarien eine sehr ansehnliche Grösse, wenn ihrer nur sehr wenige vorhanden sind, und im Allgemeinen gilt der Satz, dass mit der Zunahme der Körpergrösse auch das Volumen der Gonaden wächst. Freilich giebt es davon manche Ausnahmen. Es fällt nicht schwer, die verschiedenen Arten kleinerer Gruppen, selbst innerhalb einer Gattung, in Reihen so anzuordnen, dass die Ovarien eine continuirliche Grössenreihe zeigen. Es seien hier nur einige wenige Beispiele angeführt. Der Eierstock von *Cynthia Stubenrauchi* und *Forbesella tesselata* erreicht eine Länge von 12 mm, *Cynthia sigillata* von 15 mm, *C. morus* von 18 mm, *C. Paessleri*, *Microcosmus spinosus* circa 20 mm. Aehnliche Dimensionen zeigen auch die Eierstöcke der meisten *Styela* und *Molgula*: *Styela armata* 10—14 mm, *St. variabilis* 12—16 mm, *St. spinifera* 28 mm; *Molgula Kophameli* 13 mm, *M. gregaria* 25 mm lang, 20 mm breit. Die grössten bekannten Ascidien besitzen auch die grössten Ovarien: bei *Ascopera gigantea* wird das Ovarium 40 mm lang, bis zu 17 mm breit, bei *Cynthia haustor* beträgt die Länge 40—50 mm (Textfig. 138*A*), bei *Stomatropa villosa* 5—6 cm (Pizon), und ähnliche Dimensionen dürften auch bei *Molgula gigantea* zu finden sein.

Bei den Arten, bei denen die Zahl der Gonaden sehr erheblich steigt, sinkt natürlich das Volumen der einzelnen Polycarpen beträchtlich herab,

wenngleich auch die gesammte Masse an Zeugungsmaterial dann eine sehr bedeutende bleibt.

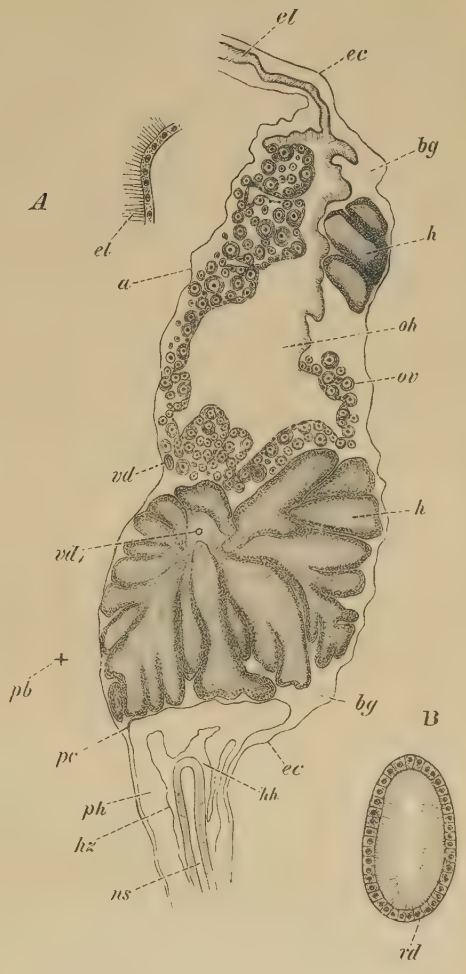
Die einzelnen weiblichen Polycarpen oder die weiblichen Theile der einzelnen Zwitterpolycarpen können selbst bei den nächstverwandten Formen sehr verschiedene Grössen zeigen. Oft erreichen sie nicht einmal 1 mm in ihrer grössten Länge und bleiben, wenigstens an gewissen Stellen, sogar hinter den Endocarpen an Umfange zurück. Um sie von diesen sicher zu unterscheiden, bedarf es dann oft der mikroskopischen Prüfung, wenn nicht schon aus einer früheren Untersuchung Farben- und Gestaltunterschiede bekannt sind. Es scheint mir, dass die Grösse dieser in beträchtlicher Anzahl vorhandenen Ovarien von der gesammten Körpergrösse des Thieres nur sehr wenig abhängig ist, denn häufig genug haben grössere Arten kleinere Geschlechtsdrüsen. Um nur ein Beispiel zu erwähnen, sei bemerkt, dass die Polycarpen bei den beiden kleinen, nur 10—20 oder 15—20 mm langen *Polycarpa tenera* und *P. comata* die verhältnissmässig bedeutende Grösse von nahezu 2,4 mm erreichen können, während sie in der ungefähr 3 cm grossen *P. rustica* nur circa 1,2 mm lang werden. Wichtiger dürfte der Zusammenhang und die Abhängigkeit der Grösse der Gonaden von deren Zahl sein. Im Allgemeinen sind die Polycarpen um so kleiner, je zahlreicher sie sind, wenngleich nicht verschwiegen werden darf, dass es auch davon Ausnahmen giebt; doch sind diese vielleicht nicht so auffallend, wie die, die eben angeführt wurden, um zu erweisen, dass die Grösse der Polycarps von der des Gesammtkörpers ziemlich unabhängig ist. Bei manchen *Polycarpa* finden sich umgekehrt nur wenige, aber verhältnissmässig grosse Geschlechtsdrüsen, und es besteht ein ganz allmählicher lückenloser Uebergang zu dem Typus der Ovarien, wie ihn die Gattung *Styela* mit ihren wenigen und grossen Eierstöcken zeigt, und das ist auch der Grund, weshalb manche Systematiker die Gattung *Polycarpa* als eine wohlberechtigte nicht anerkennen wollen. Es wird weiter unten darauf noch näher eingegangen werden müssen.

Der Eileiter, der, wie erwähnt, als ein schärfer abgegrenzter Abschnitt des weiblichen Fortpflanzungsapparates nicht immer hervortritt, ist in der Regel ziemlich kurz. Unter den Synascidien erreicht er bei vielen Polycliniden eine im Verhältniss zum Gesammtkörper bedeutende Länge, aber bei der Kleinheit dieser Thiere übertrifft er wohl nur selten 1 oder 1,5 mm, und kaum länger wird er in der Gattung *Perophora*, obgleich er hier sehr stark gekrümmt verläuft (vgl. Textfig. 17 u. 18, p. 158, Textfig. 110, p. 448). Erheblich länger wird er bei *Clavelina*, in deren grossen, erwachsenen Individuen er mehr als 10 mm erreichen kann. Nicht viel länger wird er bei einigen der grössten Monascidien, die wir überhaupt kennen, denn bei *Ascopera gigantea* wird er nur 12 mm lang, freilich bei einem Durchmesser der Röhre von circa 3 mm. Aehnlich dürften sich *Molgula gigantea* und die anderen grössten Molguliden und auch Cynthien verhalten, bei denen fast ausnahmslos der Eileiter verhält-

nissmässig kurz ist. Für die traubenförmigen Ovarien bezieht sich diese Angabe allerdings nur auf die frei aus der Geschlechtstraube hervorragenden Endabschnitte und nicht auch auf die im Inneren des Ovariums verlaufenden, sich vielfach verzweigenden Sammelcanäle, in denen die reifen Eier aus den entferntesten Eierstocksbläschen dem gemeinsamen Oviduct zugeführt werden. Würde man diese Abschnitte dem Oviduct zurechnen, so reichte dieser durch das ganze Ovarium hindurch. Wie aber bereits oben (p. 634, 640) ausgeführt wurde, besteht häufig überhaupt keine scharfe Grenze zwischen dem Eileiter und dem die Eizellen producirenden Ovarium, da neben den noch in der Ovarialwand steckenden jungen Keimzellen Flimmerzellen liegen, die auch dem Eileiter bereits zugerechnet werden können. Solche Verhältnisse findet man in den meisten Ovarien, sowohl in den sackartigen (vgl. Textfig. 139), als auch in den traubenförmigen.

Bei manchen Monascidien erreicht aber auch dieser freie Endabschnitt des Eileiters, in dessen Bereich niemals mehr Eier sprossen, eine sehr bedeutende Länge, die die oben angeführten Zahlen um ein Erhebliches und Mehrfaches übertrifft. Das ist besonders bei den Gattungen *Ascidia* und *Ciona* und deren

Fig. 139.



Querschnitt durch die rechte Zwitterdrüse mit den benachbarten Organen einer *Molgula occulta*, $^{24}/_{1}$. *A* Ein Stück der Eileiterwand aus demselben Schnitt bei stärkerer Vergrösserung $^{195}/_{1}$. *B* Aus demselben Schnitt der Durchschnitt durch den Samenleiter, stärker vergrössert, $^{504}/_{1}$.

a = äussere Wand des Peribranchialraumes; *bg* = Bindegewebe; *ec* = ektodermales Hautepithel; *el* = Eileiter; *h* = Hoden; *hh* = Herzhöhle; *hz* = Herzwand, Myocard; *ns* = Nierensack; *oh* = Ovarialhöhle; *ov* = Ovarium; *pb* = Peribranchialraum; *pc* = Pericardwand; *ph* = Pericardialhöhle; *vd* = Vas deferens, Samenleiter; *vd,* = kleinere Vasa efferentia, aus den einzelnen Hodenfollikeln entspringend.

Verwandten der Fall. Die Mündungsstelle des Eileiters liegt dann zumeist der Egestionsöffnung ziemlich nahe; das Ovarium ist entweder sehr weit davon entfernt im hintersten Leibesabschnitt gelegen — und dann verläuft der Eileiter trotz seiner bedeutenden Länge ziemlich gerade (*Ciona*), oder die directe Entfernung ist weniger bedeutend — dann zieht der Oviduct in weitem Bogen hin (*Ascidia mentula*). Einige Grössenangaben über solche Eileiter dürften genügen. Bei *Corynascidia Suhmi* wird der Oviduct ungefähr 2 cm lang, bei *Hypobythius calycodes* etwa 3,5 cm; in grösseren Thieren der *Ascidia mentula* misst er 4 cm, und in voll ausgewachsenen grossen *Ciona intestinalis* kann man leicht Eileiter finden, die länger als 6 cm sind.

Eine besondere Besprechung erfordern die häufig sehr auffallenden Grössenunterschiede der Ovarien oder Zwitterdrüsen eines Thieres. Dass zwischen den zahlreichen kleineren Polycarpen namentlich der Gattung *Polycarpa* und auch mancher Polystyeliden (*Goodsiria* oder *Polyzoa coccinea*) Grössenunterschiede bestehen, ist oben schon angedeutet worden. Gewöhnlich halten sich diese Differenzen innerhalb enger Grenzen, und es sind dann häufig nur die jederseits an den Rändern sowohl vorn und hinten, wie ventral und dorsal gelegenen Zeugungsdrüsen, die weniger umfangreich entwickelt sind. Doch finden sich zuweilen auch sehr bedeutende Verschiedenheiten der Grösse, und diese Unterschiede treten nicht immer ausschliesslich in der Weise auf, dass nur die peripher gelegenen Ovarien in jeder Gruppe durch besondere Kleinheit auffallen. So sitzen z. B. bei *Polycarpa varians* zwar ebenfalls kleine Gonaden besonders an der Dorsalseite, aber auch an allen anderen Stellen bemerkt man sehr erhebliche Grössenunterschiede, so dass ein Polycarp das benachbarte um ein Mehrfaches an Volumen übertreffen kann (vgl. Fig. 8, Taf. XXVI). Eine bestimmte Gesetzmässigkeit in der Stellung der grossen und kleinen Gonaden scheint hier aber, abgesehen von den Randpartien, nicht zu bestehen (vgl. auch oben, p. 637).

Häufig aber sind in gesetzmässiger Weise die Ovarien einer bestimmten Seite viel schwächer entwickelt als auf der anderen. Sehr oft erklärt sich dieses unsymmetrische Verhalten daraus, dass neben dem ganz einseitig gelagerten Darmtractus zu einer vollen Entfaltung der Propagationsorgane nicht hinreichend Raum bleibt, oder dass doch wenigstens die Nachbarschaft des Verdauungstractus die Entwickelung der Genitalien ungünstig beeinflusst. Denn diese Asymmetrie betrifft nicht nur die Ovarien, sondern in gleicher Weise fast immer auch die Hoden; und in den meisten Fällen, in denen beide zu einer Zwitterdrüse vereinigt sind, erscheint diese in ihrer Gesammtmasse auf der einen oder anderen Seite verkürzt oder kräftiger entwickelt. Es beziehen sich daher alle hier angeführten Beispiele auch auf eine asymmetrische Ausbildung der männlichen Geschlechtsorgane.

Bei allen Cynthideen liegt der Verdauungstractus links, und häufig sind daher die Gonaden der rechten Körperseite stärker ausgebildet.

Findet sich jederseits nur ein Drüsenschlauch, so fällt der rechte durch seine bedeutendere Länge und grössere Dicke auf. Zuweilen sind die Unterschiede nur sehr unbedeutend (die meisten *Cynthia* und *Microcosmus*, *Forbesella tesselata*), und in vielen Fällen sind sie überhaupt nicht vorhanden, so dass volle Symmetrie gewahrt bleibt. Nur selten tritt der Fall ein, dass die linke, neben dem Darm gelegene Gonade grösser ist als die andere (*Cynthia sigillata* nach Lacaze-Duthiers und Delage). Das asymmetrische Verhalten der beiden Gonaden zeigt sich selbst bei den nächst verwandten Arten häufig recht verschieden stark ausgeprägt, und auch starke individuelle Grössenschwankungen fehlen nicht. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung die Gattung *Styela*, deren Geschlechtsorgane so verschieden sind, dass es leicht wäre, dieses Genus in mehrere zu zerlegen, wenn man ein Verfahren hier zur Anwendung bringen wollte, das in anderen Gruppen geübt wurde. Es gelingt unschwer, eine Reihe *Styela*-Arten zusammenzustellen, die mit zwei gleich grossen oder nur kaum merklich verschiedenen, symmetrisch gelagerten Gonaden anhebt*) (*Styela Curtzei*, *St. Nordenskjöldi*), zu asymmetrischen Formen hinüberführt, bei denen die rechte Gonade ausserordentlich gross, die linke dagegen zwerghaft klein ist (*Styela cerea* Sluiter), und die endlich mit nur einseitig rechts entwickelter Zwitterdrüse endigt (*Styela rustica*, *St. uniplicata* Bonnevie). Bei den *Styela*, bei denen jederseits zwei oder mehr Gonaden vorhanden sind, prägt sich die Asymmetrie nicht nur in einer bedeutenderen Grösse der einzelnen Geschlechtsschläuche (*St. clava* Drasche, *St. Grecleyi* Ritter), sondern auch dadurch aus, dass rechts die Anzahl der Drüsen eine bedeutendere ist. In dem folgenden, die Zahl der Gonaden behandelnden Abschnitt wird man darüber nähere Angaben finden. Die gleichen Asymmetrien wie die Zwitterdrüsen zeigen bei *Styela* die Ovarialschläuche, wenn sie als selbstständige, von den Hoden räumlich ganz getrennte Gebilde auftreten. Textfig. 121, p. 500, und Fig. 1, Taf. XXVI, zeigen verschiedene Typen des Verhaltens der Eierstöcke bei *Styela armata* und *St. variabilis*. Ganz abweichend scheint sich *Styela Etheridgii* zu verhalten, wenn sich nicht vielleicht in die Angaben Herdman's (1899) ein Irrthum eingeschlichen hat. Hier soll nämlich bei den meisten Individuen das rechte und nicht das linke Zwitterorgan nur in rudimentärer Ausbildung vorhanden sein, ja zuweilen soll es vollkommen fehlen, so dass nur einseitig links, neben dem Darm, das Geschlechtsorgan bestehen bleibt.

*) Es ist oft sehr schwer, manchmal überhaupt nicht ausführbar, aus den Darstellungen der früheren Autoren Sicherheit darüber zu gewinnen, ob die Gonaden der rechten und linken Seite sich gleichen oder nicht, und welcher Art dann die Verschiedenheiten sind. Zuweilen sind die Zwitterdrüsen sehr verschieden gross, aber die Grössenunterschiede betreffen nur die eine Art der beiden Geschlechtsorgane. So betont z. B. Bonnevie (1896), dass die viel bedeutendere Grösse der rechten Gonade bei *Styela bathybia* lediglich dadurch hervorgerufen wird, dass die Hoden dieser Seite viel umfangreicher ausgebildet sind als links, während die Ovarien auf beiden Seiten sich gleichen.

Vielleicht häufiger als bei den Styelinen findet sich Asymmetrie der Geschlechtsorgane bei den Bolteninen. Auch in dieser Gruppe liegt der Verdauungstractus mehr oder minder weit nach links verschoben, und es fehlen denn auch nicht Beispiele dafür, dass die rechtsseitigen Gonaden besser entwickelt sind (*Boltenia tuberculata*, *Culeolus Murrayi*, *Fungulus*, Herdman). Häufig ist aber auch der Geschlechtsapparat der linken Seite, der zwischen und an der Darmschleife liegt, der umfangreichere (*Boltenia elegans*, *Culeolus perlucidus*).

Auch bei den Molgulidengattungen, die rechts und links je eine Gonade tragen, können diese in der Grösse sich voneinander unterscheiden, und auch hier ist es wohl zumeist die linke, neben dem Verdauungstractus gelegene, die in der Ausbildung mehr oder minder hinter der anderen zurückbleibt (*Ctenicella rugosa* nach Pizon, *Molgula* oder *Anurella oculata*, *Molgula simplex*, *Ctenicella appendiculata* nach Lacaze-Duthiers). Durch weiter vorschreitende Rückbildung der linken Drüse bis zum völligen Schwund würde sich die Entstehung der Pizon'schen Gattung *Gamaster* erklären, die nur eine rechts gelegene Gonade besitzt. Für die Gattungen *Eugyra* und *Bostrichobranchus* (*Eugyriopsis* Pizon), deren einzige Zwitterdrüse links liegt, scheinen Uebergangsformen einer allmählichen Rückbildung der rechten Gonade zu fehlen.

d. Die Farbe.

Die Farbe der Ovarien wechselt zumeist erheblich im Laufe des Lebens eines Thieres, denn sie ist verschieden in jungen, von der Geschlechtsreife noch weit entfernten Individuen und in alten, wenn reife Eier die Ovarialhöhlen und den Eileiter erfüllen. Wohl immer erscheint der reife Eierstock dunkler, intensiver pigmentirt als der jugendliche. Bei *Stolonica aggregata* verwandelt sich z. B. der Farbton aus einem zarten Rosa in ein dunkles Roth, bei *Styelopsis grossularia* aus einem schmutzigen Grau in ein leuchtendes Roth. Ganz junge Embryonalstadien der Gonaden zeigen gegenüber den anderen Geweben des Thieres zumeist überhaupt keine Besonderheiten der Färbung. Das ist freilich auch häufig im geschlechtsreifen Thier der Fall, und namentlich bei manchen Cynthideen, deren Organe mit reichem rothem Pigment ausgestattet sind, hebt sich das Ovarium kaum durch einen besonderen Farbenton von der Umgebung ab.

Ein helleres oder dunkleres Roth zeichnet ausser den reifen Eierstöcken der obengenannten Formen noch viele andere Cynthideen und Styelinen aus (*Heterocarpa glomerata*, *Microcosmus spinosus*, *Cynthia morus* u. s. w.), und auch in vielen anderen Gruppen kehrt die gleiche Farbe wieder (*Didemnoides macroophorum*). Zuweilen geht der rothe Farbton in ein mehr oder minder scharf ausgeprägtes Orange über (*Polycarpa rustica*, *Molgula echinosiphonica*), und recht häufig finden sich auch gelbe (*M. socialis*), zuweilen intensiv schwefelgelb leuchtende Ovarien (*Styela spirifera*,

Styela canopus). Bei manchen Molguliden (*Molgula*, *Ctenicella*) zeigt, wie aus den colorirten Abbildungen früherer Publicationen zu entnehmen ist, das gelbe Colorit einen mehr oder minder stark nach Grün hinneigenden Schimmer, ohne aber wohl kaum jemals rein grün zu sein. Ebenso gehen gewisse rothe Farbentöne in braune und gelblichweisse in graue über. Sehr selten zeigt sich, aber immer nur mit anderen Farben vermischt, ein bläulicher Schein; violett, allerdings nicht ausnahmslos bei allen Individuen, sind die Eierstöcke der *Cynthia sigillata*, *Polycarpa tuberosa*. Bei diesen Formen sind nämlich, wie Lacaze-Duthiers und Delage bemerken, die Ovarien häufig auch rosafarben, und ähnliche individuelle Variationen dürften sich vielleicht häufiger finden.

Die Farbe des Eierstocks ist in der Regel von der des Hodens verschieden; manchmal finden sich in einer Zwitterdrüse crasse Farbenunterschiede nebeneinander, so z. B. bei *Polycarpa tuberosa* violett-roth und weiss. Doch werden diese Verhältnisse erst in dem die Farbe der Hoden behandelnden Abschnitt ihre Besprechung finden.

e. Die Zahl.

Die Anzahl der in einem Thiere als räumlich gesonderte, selbstständige Gebilde vorhandenen Ovarien schwankt bei den verschiedenen Arten zwischen Eins und mehreren Hundert. Manchmal ist sie selbst innerhalb grösserer Gruppen constant oder doch nur sehr wenig verschieden, während sie andererseits bei manchen Gattungen und selbst bei einer Art recht erheblich variiren kann.

Ein Ovarium findet sich, sei es mit dem Hoden zu einer Zwitterdrüse eng verbunden, sei es als ein mehr selbstständiges, von diesem getrenntes Organ, bei den meisten Synascidien. Da, wo ein Oviduct nachgewiesen ist, wird man über die Einzahl des Eierstocks nicht im Zweifel sein, auch wenn dieser in mehrere, weiter voneinander entfernte, aber doch noch miteinander im Zusammenhang stehende Portionen getheilt erscheint. Auch die wenigen durch keinen gemeinsamen Eileiter verbundenen Eier mancher Diplosomiden, Distomiden und auch vielleicht noch mancher zu anderen Gruppen gehörenden Formen wird man wohl ausnahmslos einem Ovarium gleichsetzen dürfen, mögen sie auch nicht immer dicht nebeneinander liegen und erst nacheinander ihre Reife erlangen. Ein Ovarium haben auch manche der sogenannten socialen Ascididen (*Clavelina*, *Diazona*, *Ecteinascidia*, *Perophora*), und für mehrere grössere Monascidiengruppen gilt die Einzahl und die Lage des Geschlechtsapparates als charakteristisches Gruppenmerkmal. Das ist bei den Ascidiiden und allen ihren Subfamilien der Fall. Unter den Molguliden haben die Gattungen *Eugyra*, *Eugyriopsis*, *Bostrichobranchus*, *Rhizomolgula* und *Gamaster*, unter den Cynthideen (Styelinen) *Styelopsis*, *Bathyoncus minutus*(?) und *Dendrodoa* nur eine Gonade, und auf die gleiche Zahl sind die Geschlechtsdrüsen bei einzelnen Arten solcher Gattungen beschränkt, die sonst zahlreichere Go-

naden besitzen (*Styela rustica, St. uniplicata*, siehe oben p. 647). Auch unter den Polystyeliden, bei denen fast durchweg ziemlich zahlreiche Geschlechtsdrüsen vorhanden sind, erfolgt gelegentlich eine so starke Reduction, dass nur eine Gonade bestehen bleibt. Michaelsen (1900) beschreibt unter dem Namen *Gynandrocarpa placenta* var. *unilateralis* eine Form, die er lediglich für eine Varietät der Herdman'schen *Goodsiria placenta* hält und die nur eine einzige grosse Zwitterdrüse rechts neben dem Endostyl besitzt.

Ich habe bereits oben (p. 633) darauf hingewiesen, dass Van Beneden und Julin diese unpaaren Ovarien auf eine ursprünglich paarige Anlage zurückführen, die sie mit den Eierstöcken der Vertebraten homologisiren, und demnach müssen sie die einzige Gonade durch Verschmelzung von zwei ursprünglich gesonderten, paarigen entstanden erachten. Dass die ontogenetische Entwickelung diese Auffassung nicht mit Bestimmtheit als zutreffend erweist, wird später noch hervorgehoben werden. Auch die eben mitgetheilten Thatsachen über das Vorkommen nur einer Gonade beweisen, dass diese bei mehreren Arten mit Gewissheit auf einer völligen Rückbildung zahlreicher ursprünglich gesonderten Drüsen bis auf eine einzige beruht, und nicht auf Verschmelzung von zwei symmetrisch links und rechts gelegenen. Die nähere Beweisführung findet man weiter unten in dem die Eibildung behandelnden Abschnitt des XIV. Kapitels.

Paarige Ovarien finden sich bei den Synascidien nur seltener und scheinen auf die beiden Familien der Polystyeliden und Botrylliden beschränkt zu sein, bei denen sie allerdings jederseits zumeist gleich in der Mehrzahl auftreten. Immerhin giebt es auch einige Species dieser Familien, die nur zwei Gonaden, je eine rechts und links, besitzen, so z. B. unter den Polystyeliden *Synstyela* (*Gynandrocarpa*) *monocarpa* Sluiter und eine neuerdings von Van Name (1902) unter dem Namen *Diandrocarpa botryllopsis* beschriebene Form. Auch bei zahlreichen Botrylliden*) sind zwei paarig vertheilte Ovarien oder auch Zwitterdrüsen beschrieben und abgebildet worden. Wenn es auch sicher ist, dass eine so beschränkte Zahl Ovarien bei mehreren Gattungen und vielen Arten dieser Familie vorkommen kann, so glaube ich doch, dass zuweilen auch Irrthümer begangen und manche der zahlreicher vorhandenen Ovarien nicht bemerkt worden sind, dann nämlich, wenn das Einzelovarium nur aus einem Ei besteht und nach und nach ein Ei nach dem anderen die Reife erlangt. Neben den grossen, in Furchung begriffenen Eiern und den Hodenlappen sind die jungen, noch unentwickelten Ovarien sehr leicht zu übersehen.

Ein Paar Ovarien, je einen Eierstock rechts und links, haben weitaus die meisten Molguliden, nur die sehr artenarmen, oben bereits angeführten Gattungen besitzen eine unpaarige Gonade, die entweder rechts,

*) Savigny hat den Hoden der Botrylliden für ein Ovarium gehalten und die Ovarien als aus diesem ausgetretene Eier bezeichnet.

oder links liegt. Auch bei den Boltenien und Cynthinen ist das Vorkommen von zwei paarigen Gonaden weitaus vorherrschend, und vielleicht nur bei einigen *Culeolus* und *Cynthia* treten diese in grösserer Anzahl auf. Ausserordentlich variabel verhalten sich in Bezug auf die Zahl der Ovarien die Styelinen, unter denen *Pelonaia*, *Bathyoncus mirabilis*, manche *Styela* (*Styela Curtzei*, *St. cerea*, *St. armata*, *St. bathybia* etc.) jederseits nur einen Eierstock tragen.

Zwei Eierstöcke auf jeder Seite finden sich bei zahlreichen Styelinen (*Styela variabilis**), *St. canopus*, *St. verrucosa*, *St. clava*, *St. Greeleyi*, *St. argillacea*, *St. Steineni*, *St. Pfefferi*, *St. montereyensis***) u. s. w.) und auch bei manchen Cynthien (*Cynthia Paessleri* Michaelsen). Zuweilen sind nur auf der einen Seite zwei Gonaden ausgebildet, auf der anderen aber nur eine; so z. B. bei *Styela spirifera* links zwei, rechts eine (Michaelsen), oder bei *St. canopoides* und normaler Weise bei *Cynthia morus* links eine und rechts zwei (Roule, Lacaze und Delage).

Drei Ovarien jederseits besitzt *Culeolus recumbens*, während die meisten anderen Arten dieser Gattung nur eine Gonade rechts und links führen. Drei Paar Eierstöcke kann man gelegentlich auch bei manchen *Botryllus*, *Botrylloides* und *Polycyclus* und zuweilen auch in der Gattung *Styela* feststellen, doch tritt, wenn so zahlreiche Gonaden vorhanden sind, zumeist eine asymmetrische Anordnung auf, indem auf der einen Seite sich mehr Geschlechtsdrüsen finden als auf der anderen. So zählt man z. B. bei *Styela nisiotis* links drei, rechts oft nur zwei, bei *St. solvens* links drei, rechts fünf Gonaden. Steigt die Gesammtzahl der Geschlechtsdrüsen, so wird auch häufig der Unterschied in der Anzahl der rechts und links sitzenden Drüsen immer bedeutender. Sind die Gonaden, wie es mehrfach in den Gattungen *Styela*, *Polycarpa*, *Goodsiria* (*Polyzoa*), bei *Stolonica aggregata* der Fall ist, in Reihen angeordnet (vgl. Textfig. 140*A* u. *B*), so erscheinen diese oft dort, wo die Gonadenzahl geringer ist, mehr oder minder verkürzt. Es fällt nicht schwer, verschiedene Arten der Gattungen *Styela* und *Polycarpa* oder auch der Polystyeliden so anzuordnen, dass die Anzahl der Gonaden der betreffenden Formen eine progressive Reihe darstellt. Nur einige wenige Zahlen seien hier besonders hervorgehoben. *Styela pinguis* trägt rechts sechs, links nur zwei kürzere Gonaden; rechts sechs, links sieben hermaphroditische Geschlechtsdrüsen hat *Styela* (*Polycarpa*) *anguinea*. Ungefähr sieben bis neun oder zehn Gonaden jederseits finden sich bei *Styela Joannae* (vgl. Textfig. 137*B*), *St.* (*Polycarpa*) *gracilis*, *St. Stimpsoni*; bei *St. Ohlinii* sind links sieben, rechts zehn vorhanden. Beträchtlicher steigt die Zahl, wenn die Geschlechtsdrüsen die

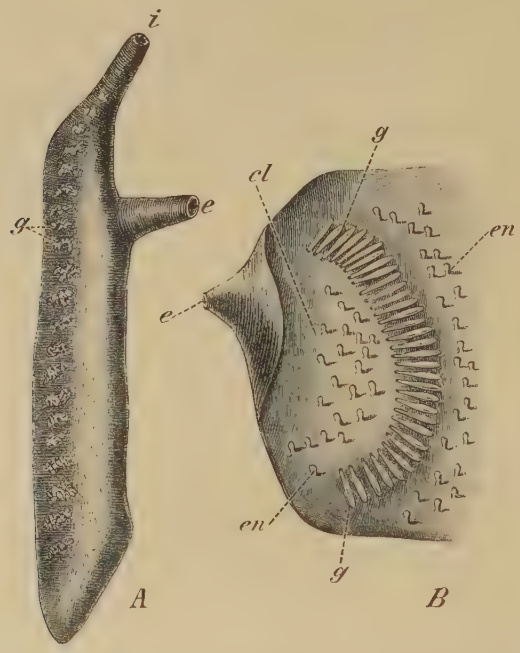
---

*) Diese *Styela variabilis* Hancock ist höchst wahrscheinlich identisch mit der weiter unten erwähnten *St. canopoides* Heller.

**) *Styela montereyensis* scheint eine der am häufigsten vorkommenden Monascidien an den californischen Küsten zu sein. Sie wurde zuerst von Dall (1871) unter dem Namen *Cynthia montereyensis* beschrieben und später von Fewkes (1889) als *Clavelinopsis rubra;* Ritter (1893) erkannte sie als eine *Styela*.

Form kleiner Polycarpen annehmen; bei den beiden in Textfig. 140 abgebildeten Arten zählt man über 20 und 30 Zwitterorgane auf jeder Seite, und ähnliche Zahlen trifft man bei zahlreichen anderen *Polycarpa* an. Da aber bestimmte Zahlenangaben für diese Gattung fast durchweg fehlen, kann ich hier nur versuchen, aus den vorliegenden Abbildungen annäherungsweise die Polycarpenzahl festzustellen. Sehr häufig sind die Drüsen links viel weniger zahlreich als rechts, und zuweilen können sie neben dem Verdauungstractus und in dessen ganzen Bereich vollkommen

Fig. 140.



A Styela (*Polycarpa*) *procera* Sluiter, nach Entfernung des Cellulosemantels von links gesehen, $^1/_1$. *B Styela* (*Polycarpa*) *elata* Heller (?); Innenansicht der linken Cloakenwand mit Polycarpen und Endocarpen. (Nach Sluiter.) Schwach vergrössert.
cl = Cloakenraum; *e* = Egestionsöffnung; *en* = Endocarpen, Parietalbläschen; *g* = zwitterige Gonaden; *i* = Ingestionsöffnung.

fehlen, während sie rechts überall in den Leibeswandungen mehr oder minder gleichmässig verbreitet sind (*Polycarpa comata*). Die Anzahl der Gonaden ist dann rechts reichlich doppelt so gross wie links.

Verhältnissmässig gering ist die Polycarpenzahl bei *Polycarpa tenera*. Da hier die Drüsen nur ventral, jederseits nahe beim Endostyl, ungefähr in einer Reihe angeordnet sind, ist ihre Entwickelung durch den Darmcanal nicht behindert, und sie finden sich daher rechts und links in der gleichen Zahl. Jederseits zählt man nur etwa 10 voll entwickelte und daneben 6—8 noch unreife Polycarpen. Bei *Polycarpa tuberosa* steigt die Gonadenzahl links auf etwas über 20, rechts auf 40 und mehr, und bei

zahlreichen anderen grösseren Arten erreicht sie auf einer Seite 50—100, ja kann diese letztere Zahl noch sehr bedeutend (ca. 150 bei *P. varians*) übertreffen.

So hohe Zahlen, wie bei den *Polycarpa* vorkommen, werden von keiner Polystyelide erreicht, und ein oder $1^1/_2$ Dutzend auf jeder Seite gelten hier bereits als sehr hoch; dass bei manchen Arten nur eine einzige, ein oder zwei Paar Gonaden vorkommen, ist oben bereits erwähnt worden, und zwischen diesen Extremen finden sich alle beliebigen Zahlen. Häufiger beobachtet man auf der linken Seite nur die geringe Zahl von ungefähr vier Gonaden, während rechts etwa ein Dutzend und mehr vorhanden sind (*Goodsiria* [*Polyzoa*] *falclandica*, *P. lennoxensis*).

Bei denjenigen Arten, deren Polycarpen getrenntgeschlechtlich sind, ist die Zahl der Ovarien natürlich eine geringere, und besonders bemerkenswerth sind die Arten, bei denen streng geschieden auf der einen Seite die Hoden, auf der anderen die Eierstöcke liegen. So zählt man, und zwar nur rechts, bei *Heterocarpa glomerata* 6—8, bei *Allococarpa intermedia* ca. 12, bei *A. Emilionis* ca. 18, bei *A. Zschaui* ungefähr 20 Ovarien, während auf der linken Seite die Anzahl der Hoden zum Theil davon recht erheblich verschieden sein kann.

Schon aus den bisher angegebenen Zahlen ist zu entnehmen, dass bei manchen Arten individuelle Verschiedenheiten der Anzahl der Ovarien vorkommen. Sind viele oder sehr viele Eierstöcke oder Polycarpen vorhanden, so werden solche Schwankungen kaum besonderes Interesse erwecken, selbst wenn die Differenzen recht bedeutend sind. Auffallender werden diese individuellen Verschiedenheiten bei den Thieren, die nur wenige Geschlechtsdrüsen besitzen. So tragen z. B. manche Individuen der *Styela personata* nur eine, andere wieder zwei Gonaden jederseits (Herdman). Auch *St. canopoides* hat nach Roule links meist nur eine, selten zwei, rechts stets zwei Gonaden, während Heller ausnahmslos jederseits zwei antraf. *St. canopus* var. *magalhaensis* Michaelsen trägt ganz ausnahmsweise links nur ein Ovarium; normaler Weise finden sich jederseits zwei. *St. plicata* besitzt links entweder eine sehr grosse Zwitterdrüse oder auch zwei, rechts vier oder fünf (Roule), *St. nisiotis* links drei verästelte, rechts nur zwei oder drei (Sluiter). Gelegentlich kann es bei manchen Individuen sogar zu einem vollständigen Schwund der Geschlechtsdrüse auf einer Seite kommen. So erwähnt Herdman (1899), dass bei *Styela Etheridgii* normaler Weise jederseits eine Gonade vorhanden ist; die rechte ist stets beträchtlich kleiner und kann gelegentlich vollkommen schwinden, so dass der gesammte Geschlechtsapparat schliesslich nur aus einer einzigen Gonade besteht.

Beachtenswerth ist ein abnormales Verhalten, das Lacaze-Duthiers und Delage bei einem Individuum der *Cynthia morus* beobachteten. Gewöhnlich finden sich hier auf der rechten Seite zwei gleich grosse Gonaden, während links an der Darmschlinge nur eine liegt. In dem einen Fall war auch rechts nur eine wohl entwickelte Zwitterdrüse vorhanden;

neben dieser aber lagen noch drei andere, gesonderte Gonadenanlagen, von denen zwei sehr deutlich die langgestreckten männlichen und weiblichen Ausführungscanäle erkennen liessen.

Nicht unerwähnt darf es an dieser Stelle bleiben, dass die genauere Feststellung der Gonadenzahl häufig nicht unerhebliche Schwierigkeiten bereitet, ja, dass es Fälle giebt, in denen man darüber ganz im Unsicheren sein kann, in welcher Weise zu zählen sei. Das kommt nicht nur da vor, wo sich sehr zahlreiche Gonaden entwickelt haben, sondern zuweilen auch bei solchen Arten, die nur sehr wenige Geschlechtsdrüsen besitzen. Im Allgemeinen wird man die Polycarpen ziemlich scharf voneinander abgegrenzt und, wenn sie Zwitterdrüsen sind, mit zwei, wenn sie getrenntgeschlechtlich sind, nur mit einem Ausführungsgang versehen finden. Bei *Polycarpa varians* aber (Fig. 8, Taf. XXVI) fliessen die einzelnen Gonaden ineinander, und man begegnet da kleineren und grösseren, zum Theil weit verzweigten, bald mehr, bald weniger deutlich voneinander abgegrenzten Zwitterdrüsen, die eine sehr wechselnde Zahl Ausführungscanäle tragen. Legt man die Anzahl dieser letzteren zu Grunde, so bestehen die einzelnen Theile des Geschlechtsapparates je nach ihrer Grösse aus zwei oder drei oder auch aus mehr als 30 eng verschmolzenen ursprünglichen Einzelgonaden. Da die Vasa deferentia und Oviducte nur sehr schwer genau zu erkennen sind, ist die Feststellung der Gesammtzahl der ursprünglichen Polycarpen, die gegen 300 beträgt, nicht leicht, und überdies erhebt sich die Frage, ob nicht die kleineren scharf abgesetzten Drüsen, auch wenn sie mehrere Ausführungscanäle besitzen, immer nur als eine Gonade zu zählen seien. Auch auf einen anderen Fall möchte ich hier noch besonders hinweisen, in welchem die ursprüngliche Gonadenzahl zwar nur eine geringe ist, sich aber kaum mit voller Sicherheit feststellen lässt. Bei *Styela Whiteleggii* liegt jederseits eine reich verzweigte, netzförmig gestaltete Gonadenmasse, und zwar rechts eine bedeutend grössere als links. Offenbar entsprechen diese aber nicht nur je einer, sondern mehreren Gonaden der übrigen *Stycla*, da mehrere Ausführungscanäle jederseits vorhanden sind. Herdman giebt bestimmte Zahlen nicht an, aber aus der Abbildung lässt sich doch entnehmen, dass auf der einen Seite mindestens zwei, auf der anderen mindestens fünf Geschlechtsdrüsen zu einer einheitlichen Masse miteinander verwachsen sind.

Ob immer eine Mehrzahl von Eileitern, die an einer Gonade auftritt, mit Sicherheit den Schluss gestattet, dass diese durch Verschmelzung mehrerer, ursprünglich getrennter hervorgegangen ist, scheint mir zweifelhaft zu sein. In manchen Fällen ist das aber sicher zutreffend, in anderen scheinen umgekehrt die in mehrfacher Zahl vorhandenen Oviducte darauf hinzuweisen, dass eine Auflösung eines Ovariums in zwei oder mehrere gesonderte sich zu vollziehen beginnt.

So beobachtete bereits Savigny, dass die *Cynthia papillosa* auf jeder Seite ein langes, bandförmiges Ovarium besitzt, das vollkommen hufeisenförmig gekrümmt ist und an beiden freien, dorsal und nach vorn gegen

den Cloakenraum zu gerichteten Enden in einen Eileiter ausläuft. Es hat hier zwar durchaus den Anschein, als ob jederseits zwei ursprünglich gesonderte Gonaden, wie sie sich z. B. bei *Cynthia Paessleri* vorfinden, mit ihren blinden Hinterenden verwachsen wären, indessen deutet, wie mir scheint, das häufige Vorkommen von einer, oft stark gebogenen, aber nur mit einem einzigen Oviduct versehenen Geschlechtstraube in der Gattung *Cynthia* (vgl. Textfig. 138*A*, p. 641) darauf hin, dass bei *C. papillosa* eine nachträgliche Auflösung einer ursprünglichen Gonade in zwei im Entstehen ist, und dass sich dieser Process bei *C. Paessleri* bereits vollzogen hat. Damit würde sich allerdings nur schwer in Uebereinstimmung bringen lassen, dass Roule (1885) bei *Microcosmus vulgaris* die einzelnen grossen Lappen, die jede Gonade zusammensetzen, aus selbstständigen, winzigen bläschenförmigen Anlagen sich bilden sah, die erst später zu einer Gonade zusammenfliessen sollen. Dass zur Zeit der höchsten Geschlechtsreife manchmal zwei Geschlechtsdrüsen sich so innig aneinander legen, dass sie wie eine einheitliche Masse erscheinen, erwähnen Lacaze-Duthiers und Delage für *Cynthia morus*, bei der links immer nur eine, rechts gewöhnlich zwei getrennte Gonaden leicht nachweisbar sind. Doch handelt es sich hier niemals um eine vollkommene Vereinigung und Verschmelzung zweier Drüsen zu einer; denn stets bleiben die Oviducte und Vasa deferentia deutlich voneinander gesondert und unverändert bestehen.

Zwei deutlich gesonderte Eileiter an einem einheitlichen Ovarium treten gelegentlich auch bei *Molgula roscovita* auf. Dann erscheint die rechte Gonade hufeisenförmig gekrümmt, und beide Enden ziehen sich in die ausführenden Canäle aus (Lacaze-Duthiers). Es bietet also hier abnormer Weise die eine der beiden Zwitterdrüsen genau das Bild, das die normal entwickelten Geschlechtsdrüsen stets bei der *Cynthia papillosa* zeigen, und das würde ebenfalls die oben vorgetragene Deutung unterstützen, dass es sich bei dieser Cynthie um eine beginnende Auflösung einer einheitlichen Gonade in zwei handelt. Auch bei *Cynthia pantex* kann die einzige traubenförmige Geschlechtsdrüse, die jederseits auftritt, zuweilen zwei Oviducte besitzen, die als ansehnlich lange Canäle in einiger Entfernung voneinander ziemlich parallel verlaufen. Nach der von Roule (1885) gegebenen Abbildung zu urtheilen, scheinen aber, im Gegensatz zu *Cynthia papillosa*, die Ausführungsgänge nicht aus den entgegengesetzten Enden der Gonaden, sondern sämmtlich aus demselben Abschnitt ihren Ursprung zu nehmen. Das Gleiche ist nach Lacaze-Duthiers und Delage bei *Styela armata* der Fall, nur dass hier die beiden Eileiter eines jeden Ovarialschlauchs in grösster Nähe dicht nebeneinander entspringen und verlaufen (Textfig. 121, p. 500).

3. Die Hoden.

a. Der Bau.

a. So wie das Ovarium im einfachsten Fall einen frei in der primären Leibeshöhle liegenden Zellhaufen darstellt, dem noch der Eileiter und daher die Verbindung mit der Cloakenhöhle fehlt, erweist sich auch die einfachste Hodenform der Ascidien als eine mesodermale Zellgruppe, deren Elemente alle in Spermatosomen zerfallen, wenn die Zeit der männlichen Geschlechtsreife eingetreten ist. Da ein besonderes Vas deferens fehlt, gelangen die reifen Spermatozoen in die Leibeshöhle und in die Blutbahnen, und es besteht somit hier das gleiche Verhalten, das wir bei den Appendicularien beobachteten. Wie diese Spermatozoen nach aussen gelangen, ist durch die directe Beobachtung, wenigstens bei den betreffenden Synascidien, bisher nicht festgestellt worden. Am wahrscheinlichsten geschieht es in der Weise, dass sie zunächst in die Cloake wandern, sei es, dass sie die dünne Peribranchialwand selbstständig durchbohren, sei es, dass bereits Rupturen vorhanden sein müssen, damit sie die Leibeshöhle verlassen können. Vielleicht nehmen aber auch die Spermatozoen den gleichen Weg, auf dem die Eier und Embryonen gewisser Arten ins Freie gelangen, wenn ein Eileiter fehlt (vgl. oben p. 629); die Durchwanderung des zarten Ektodermepithels und des weichen äusseren Cellulosemantels könnte für die beweglichen männlichen Geschlechtszellen kaum unausführbar sein.

Derartige allseitig geschlossene, eines Ausführungscanals entbehrende Hoden sind mehrfach bei einfachen und zusammengesetzten Ascidien beschrieben worden. Es gilt aber hierfür das Gleiche, was oben für die Eileiter erwähnt wurde, dass nämlich zweifellos sehr häufig die vorhandenen Canäle übersehen worden sind. Eileiter und Samenleiter sind sehr oft so innig aneinander gepresst, dass beide ohne Zuhilfenahme von Querschnitten kaum scharf unterscheidbar sind. Daher möchte ich hier nur diejenigen älteren Angaben berücksichtigen, die sich auf solche Arten beziehen, bei denen die Lage der Hoden und Ovarien einen gemeinsamen Verlauf der beiden Ausführungscanäle ausschliesst oder doch wenigstens als sehr unwahrscheinlich erscheint lässt, oder bei denen bisher auch kein Oviduct nachgewiesen werden konnte. Das Letztere trifft für *Synoicum irregulare* zu, bei dem Ritter überhaupt keine ausführenden Canäle beobachtet hat. Bei *Styela armata* und *St. variabilis* haben Lacaze-Duthiers und Delage vergeblich nach einem Vas deferens gesucht. Die erstere Form besitzt jederseits ventral vom schlauchförmigen Ovarium eine wechselnde, aber immer nur geringe Zahl verhältnissmässig grosser, unregelmässig geformter Hoden, die vom Peribranchialepithel überzogen werden und mit diesem verwachsen sind (Textfig. 121, p. 500). Zur Zeit der Hodenreife scheint dieses Epithel zu reissen, und die Spermatozoen werden in grossen Ballen in die Peribranchialhöhle entleert. Auch bei *St. variabilis* trifft man Spermatozoen gelegentlich in grossen Mengen in

den Peribranchialräumen, und bei dem Mangel von besonderen Samenleitern müsste auch hier eine Dehiscenz der Peribranchialwand vorhergegangen sein. Die Zahl der kleinen selbstständigen Hodenschläuche ist bei dieser Art eine sehr bedeutende (Fig. 1, Taf. XXVI), und man bemerkt, wie zur Zeit der Geschlechtsreife die Spermatozoenmassen als weisse Wolken und Flocken aus den Schlauchspitzen hervortreten (Fig. 20, Taf. XXVI). Gewissheit über das Fehlen der Vasa deferentia könnte freilich erst die Untersuchung von Schnittserien geben, die von den französischen Forschern nicht ausgeführt wurde. Ich darf aber an dieser Stelle nicht unerwähnt lassen, dass die älteren Beobachtungen von Heller (1877) mit diesen jüngsten Angaben von Lacaze-Duthiers und Delage gar nicht übereinstimmen. Heller fand bei seiner *Styela canopoides,* die wohl mit Recht als mit der *St. variabilis* Hancock identisch betrachtet werden darf, auch ohne Ausführung von Schnittserien, dass die Ausführungsgänge der kurzen Hodenschläuche „sich zu einem Vas deferens vereinigen, das längs des Ovariums verläuft und in der Nähe der Cloake ausmündet". Es bedarf keiner weiteren Begründung, dass diese Befunde mit den für andere *Styela* bekannt gewordenen Thatsachen viel besser übereinstimmen.

Aber selbst unter der Voraussetzung, dass bei einigen *Styela* in der That kein Vas deferens vorkommt, erweist sich doch der Bau des Hodens hier insofern schon etwas complicirter, als das Organ von dem umgebenden Bindegewebe durch eine Epithelschicht scharf abgegrenzt ist. Dieses Epithel stellt die Aussenschicht des Hodens selbst dar und entwickelt sich aus den peripheren Zellen der Hodenanlage, die ursprünglich den centralen Elementen ganz glichen. Erst im weiteren Verlauf der Entwickelung tritt die Differenzirung nach zwei verschiedenen Richtungen hin ein, und nur die im Innern gelegenen Zellen verwandeln sich zu Ursamenzellen und Spermatocyten, um weiterhin in die Spermatosomen zu zerfallen, während die peripheren die Wand des Hodenfollikels bilden. Diese besondere Hodenwand, die übrigens, wie weiter unten noch beschrieben werden soll, an manchen Stellen auch in sonst hoch differenzirten Organen schwinden kann, scheint bei *Synoicum irregulare* zu fehlen — wenigstens deutet nichts in Ritter's Darstellung darauf hin, dass sie vorhanden sein möchte — und daher dürfte diese Synascidie den einfachsten Hodenbau unter allen Ascidien aufweisen.

b. Bei allen anderen Ascidien setzt sich die Hodenwand in ein Vas deferens fort, das in die Peribranchialräume oder Cloakenhöhle mündet, so dass die Spermatozoen durch diese nach aussen gelangen können. Das, was oben (p. 630) über den Ursprung und die Bedeutung der beiden Abschnitte des Ovariums bemerkt wurde, gilt in genau der gleichen Weise auch für die beiden Theile des Hodens, für den Samenleiter und den das Keimepithel enthaltenden Hodenfollikel. Nur glaube ich, dass in diesem letzteren vielleicht in allen Fällen, jedenfalls aber sehr häufig, ein Gegensatz zwischen den peripheren Wandzellen und den Innenzellen

hervortritt, wie er sich kaum jemals in gleicher Weise in einem Eierstock findet. Auf jungen Embryonalstadien stellt die Hodenanlage eine gestielte Blase dar, deren Wand aus einem einschichtigen Epithel gebildet wird. Sehr bald beginnen die Zellen sich lebhaft zu theilen, die Blasenwand wird verdickt, und das Lumen füllt sich mit Zellen an. Schon auf frühen Stadien kann ein scharfer histologischer Unterschied zwischen den eingewanderten und den Wandzellen erkennbar sein (Fig. 3, Taf. XXVI).

Fig. 141.

A Die Zwitterdrüse von *Styelopsis grossularia* (sociale Form), von innen gesehen. (Nach Lacaze-Duthiers und Delage). Circa $^{5}/_{1}$. *B* Querschnitt durch die Gonade derselben Art (Solitärform). $^{100}/_{1}$.

a = äussere ektodermale Peribranchialwand; *bg* = Bindegewebe der Leibeswand; *el* = Eileiter; *h* = Hodenfollikel; *oh* = Ovarialhöhle; *ov* = Ovarium; *sl* = Samenleiter; ♀ = weibliche, ♂ = männliche Geschlechtsöffnungen.

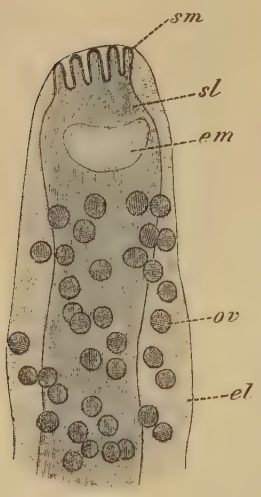
Während die letzteren sich mehr oder minder stark abflachen und lediglich eine Hüllschicht bilden, haben nur die ersteren weiterhin noch für die Bildung der männlichen Geschlechtszellen Bedeutung. Ich will zwar nicht durchaus in Abrede stellen, dass vielleicht da und dort gelegentlich auch noch in der äusseren Hodenfollikelwand ganz entwickelter Organe vereinzelte Zellen vorkommen können, die die Fähigkeit haben, sich zu Ursamenzellen umzuwandeln; allein die Regel ist das sicher nicht, während umgekehrt in der Ovarialwand stets Keimzonen nachweisbar bleiben, in denen die Eier sich bilden (vgl. Textfig. 141), und nur auf gewissen Strecken ein flacheres Epithel sich differenzirt, in dem die Zellen ihren embryonalen Charakter vollkommen verloren haben (vgl. Textfig. 135, p. 632).

Ich habe aber bereits oben angedeutet, dass dieses äussere, flache Hodenfollikelepithel nicht immer an allen Stellen zeitlebens sich erhält; in alten Thieren geht der epitheliale Charakter zuweilen ganz verloren. Indem die Zellen sich immer stärker abflachen und die Kerne in Rückbildung eintreten, so dass sie zuweilen gar nicht mehr nachweisbar sind, wird das Plattenepithel zu einer feinen Membran. Aber auch diese kann stellenweise ganz resorbirt werden. Zur Zeit der vollsten männlichen Geschlechtsreife beobachtet man bei zahlreichen Arten der verschiedensten Familien, wie einige der mächtig sich vergrössernden Hodenfollikel aneinander stossen, verwachsen und unter Auflösung der sie trennenden Membranen ganz ineinander fliessen. Besonders auffallend ist das in den zwitterigen Polycarpen, die nach dem in Textfig. 143 oder in Fig. 9, Taf. XXVI, abgebildeten Typus gebaut sind, wenn hier alle oder die meisten Hodenfollikel sich vereinigen, so dass das Ovarium von einer breiten, einheitlichen Hodenmasse eingeschlossen oder bedeckt erscheint. Doch muss ich an dieser Stelle darauf aufmerksam machen, dass nur eine genaue Untersuchung an Schnitten mit Sicherheit darüber Auskunft giebt, ob wirklich eine vollständige Verschmelzung von Hodenfollikeln stattgefunden hat, oder ob diese sich nur dicht aneinander gepresst haben und durch die Membranen geschieden bleiben. Die Zeichnungen und Beschreibungen, die frühere Autoren gegeben haben, stimmen zuweilen in diesem Puncte nicht genau miteinander überein. So findet man z. B. bei Lacaze-Duthiers und Delage die strotzendreifen Hodenfollikel stellenweise zu einer einheitlichen Masse verschmolzen gezeichnet, während es im Texte heisst, dass die Follikel zwar aneinander gepresst und durch den gegenseitigen Druck in ihrer Gestalt beeinflusst sein können, stets aber getrennt bleiben.

Im Gegensatz zur Wand der Hodenfollikel zeigt die des Samenleiters stets ihren epithelialen Charakter deutlich ausgeprägt, und mehrfach ist sie sogar ganz ansehnlich dick, aus cylindrischen Zellen zusammengesetzt (z. B. *Molgula occulta* in Textfig. 139*B*, p. 645). Gewöhnlich aber wird der Samenleiter von einem feineren, flachen oder platten Epithel gebildet, in dem die Kerne in ziemlich weiten Entfernungen voneinander liegen (Textfig. 135, 136). Uebrigens scheint es, dass die Beschaffenheit des Samenleiters nicht während des ganzen Lebens die gleiche bleibt, sondern auch in erwachsenen Thieren sich noch verändern kann. Wenn zur Zeit der vollsten Hodenreife beträchtlichere Spermamengen aus den Follikeln in das Vas deferens abgestossen werden, erweitert sich dieses unter gleichzeitiger Verdünnung der Wand und Abflachung der einzelnen Zellen. Häufig ist der Charakter des Samenleiterepithels nicht an allen Stellen der gleiche, sondern flachere und cubische oder cylindrische Zellen wechseln in bestimmter Weise ab. Gewöhnlich erweist sich das in die Cloake oder auch in die Peribranchialräume mündende Endstück in etwas eigenartiger Weise differenzirt, indem dieser Abschnitt nicht nur in seiner Gestalt von dem hinteren Canalstück sich

unterscheidet, sondern auch durch beträchtlich verdickte Wandungen und ansehnliche Cylinderzellen sofort auffällt (Textfig. 142). Nach der dem Lumen zugekehrten Seite trägt die Samenleiterwandung ein dichtes Flimmerkleid, und ich glaube, dass dies vielleicht bei sämmtlichen Ascidien der Fall sein wird. Sehr häufig haben allerdings die Autoren Flimmern oder Wimpern im Samenleiter weder erwähnt noch abgebildet, zuweilen sogar deren Abwesenheit besonders hervorgehoben. Indessen ist zu beachten, dass Flimmern bei der Conservirung leicht verloren gehen, und dass überdies ihr Nachweis sehr erschwert wird, wenn das Canallumen von Spermatozoen strotzend erfüllt ist. Stets fand ich die Flimmern sehr fein, so dass sie mit Sicherheit nur bei Anwendung starker Vergrösserungen erkennbar waren.

Fig. 142.



Die in die Cloake mündenden Endabschnitte des Ei- und Samenleiters einer geschlechtsreifen *Ciona intestinalis*, von der Rückseite des Thieres gesehen, ca. $^{24}/_{1}$.

el = Eileiter; *em* = Oeffnungsstelle des Eileiters; *ov* = Eier im Oviduct; *sl* = Samenleiter; *sm* = die in die Cloake sich öffnenden Endcanälchen des Vas deferens.

Die Hoden liegen immer ganz im Mesenchymgewebe eingebettet, und dieses betheiligt sich zuweilen in gewissem Sinne an der Bildung ihrer Wandungen, ohne sich aber dabei in seinem histologischen Bau irgendwie wesentlich zu verändern. Die Bindegewebszellen legen sich zum Theil dicht an das Epithel des Hodenfollikels und des Samenleiters an (Textfig. 136, p. 634), verwachsen mit ihm, so dass beim Versuche, die männlichen Fortpflanzungsorgane freizulegen, stets Mesenchymgewebe an diesen haften bleibt. Da, wo die Hoden oder auch die ganze Zwitterdrüse weit in die Peribranchialräume vorspringen, werden sie und gleichzeitig auch das spärliche Bindegewebe, das sie umgiebt, vom platten äusseren Peribranchialepithel mehr oder minder unvollkommen umschlossen (vgl. Textfig. 141), und bei der makroskopischen Präparation einer Ascidie hat es dann den Anschein, als ob Bindegewebe und Peribranchialwand nur äussere Hüllschichten der Gonaden selbst seien. So erklären sich manche ältere Angaben über den complicirten Bau der Wandungen der Geschlechtsdrüsen. Besonders da, wo zahlreiche Geschlechtsdrüsen in Form von Polycarpen vorkommen, bei Styelinen und Polystyeliden, tritt diese Umhüllung durch das äussere Peribranchialepithel oft sehr deutlich hervor.

Im einfachsten Falle besteht der gesammte Hoden eines Thieres nur aus einem einzigen Follikel und einem Vas deferens. Das gilt als eines der wichtigsten Merkmale der Familie der Didemniden, doch erweist sich

hier der Samenleiter insofern nicht mehr ganz einfach gestaltet, als er sich mit seinem Anfangstheil spiralig um den Hodenfollikel herumlegt (siehe Textfig. 144). Neuerdings hat Van Name (1902) dieses letztere Merkmal mehr in den Vordergrund gerückt, und er rechnet den Didemniden auch das von Nott (1891) aufgestellte Genus *Polysyncraton* zu, obwohl hier zahlreichere, zuweilen an zehn gesonderte Hodenfollikel vorkommen, die aber alle durch einen spiralig aufgerollten Samenleiter verbunden werden. Ja selbst als Gattungs- und Artmerkmal scheint die Einzahl des Hodenfollikels innerhalb der Didemniden nicht immer ausnahmslos Giltigkeit zu besitzen, denn Van Name beschreibt Varietäten des *Leptoclinum speciosum* Herd., bei denen der Hoden entweder einheitlich oder in zwei glatte Theile getheilt erscheint (var. *bermudense*), oder stets in zwei die Spermatozoen bildende Drüsentheile zerfallen ist, die selbst wieder zweigelappt sein können (var. *acutilobatum*). Diese auffallende individuelle Variabilität dürfte vielleicht die Vermuthung nahelegen, dass zuweilen auch der vollkommen einheitlich und ungelappt erscheinende Hodenfollikel der Didemniden aus zwei oder mehreren eng verbundenen Theilen besteht, die gelegentlich nur weiter voneinander abrücken und dann als mehr selbstständige Abschnitte des Hodens erscheinen können. In der That finden sich solche Unterschiede in einer anderen Synascidienfamilie, nämlich bei den verschiedenen Arten der Michaelsen'schen Gattung *Alloeocarpa*, bei der allerdings in jedem Individuum zahlreichere, voneinander gänzlich gesonderte Hoden vorhanden sind. Jeder Hoden von *A. Emilionis* besteht aus einer einzigen, einfachen Blase; bei *A. intermedia* ist diese Blase nicht mehr ganz einfach, sondern durch einen, häufiger durch zwei oder drei nur wenig tiefe Einschnitte in mehrere Partien unvollständig getheilt, bei *A. Bridgesi* bestehen zahlreiche Verästelungen des schlauchförmigen Hodenfollikels. Auch bei vielen grösseren Ascidien erscheint der Hoden, makroskopisch betrachtet, wie ein homogener, solider Körper, bei der mikroskopischen Untersuchung aber, namentlich von Schnitten, treten sofort die einzelnen dicht aneinander gepressten, verwachsenen Follikel hervor. Dem gegenüber ist allerdings zu berücksichtigen, dass selbst die grössten Didemniden stets einen sehr kleinen Hoden besitzen, der nur Bruchtheile eines Millimeters misst und als ein Organ der Fortpflanzung überhaupt nur unter dem Mikroskop erkannt werden konnte, ohne dass dabei eine Zusammensetzung aus einzelnen Lappen beobachtet wurde.

Complicirter gestalten sich die Hoden, wenn stets, so wie es ausnahmsweise bei Didemniden der Fall war, zwei und mehr Hodenfollikel an einem Vas deferens hängen. Sehr gering ist die Follikelzahl immer nur dann, wenn die Gesammtgrösse des Thieres eine unerhebliche ist: bei Diplosomiden und manchen Distomiden und auch Polycliniden; und es hält nicht schwer, die verschiedenen Arten nach der Anzahl der Follikel in ihrem Hoden in einer ganz continuirlichen Reihe anzuordnen. Mehrere der hier erwähnten Species findet man als Textfiguren in dem die Syste-

matik der Ascidien behandelnden Kapitel so abgebildet, dass auch die einzelnen Hodenfollikel deutlich hervortreten. So sieht man nur zwei grosse, kugelige Follikel bei *Diplosoma carnosum*, und es scheint, dass dieses Merkmal für alle Arten dieser Gattung und für *Diplosomoides* allgemein giltig sei. Einer Auflösung des Hodens in eine grössere Zahl Lappen die allerdings nicht so scharf voneinander getrennt sind, wie die beiden Follikel der Diplosomiden, begegnet man bei *Perophora Listeri*, bei der die einzige männliche Keimdrüse häufig nur in drei bis vier Theile unvollkommen gespalten erscheint (Fig. 4, Taf. XXVI). Nur wenig zahlreichere, etwa fünf bis sechs Hodenfollikel findet man bei manchen Botrylliden und bei Lahille's (1890) *Diplosomoides Lacazei*, die aber jedenfalls nicht in Herdman's Gattung *Diplosomoides* hineingehört, sondern viel-

Fig. 143.

Schematische Darstellung des Baues einer Zwittergonade gewisser *Polycarpa*. *el* = Eileiter und seine Mündung; *h* = Hodenfollikel; *ov* = Ovarium; *sl* = Samenleiter, Vas deferens; *ve* = Vasa efferentia, Canälchen, die die einzelnen Hodenfollikel mit dem Samenleiter verbinden.

leicht ein *Leptoclinum* ist. Uebrigens unterliegt bei diesen, sowie bei fast allen anderen Arten die Follikelzahl des Hodens ziemlich weitgehenden individuellen Schwankungen, und vielfach scheint es, dass bei günstigen Ernährungsbedingungen der Thiere längere Zeit hindurch eine Neubildung und Vermehrung von Hodenfollikeln durch Spaltung der älteren erfolgen könne. So schwankt die Zahl der recht scharf gesondert daliegenden Follikel bei *Polysyncraton amethysteum* Van Name zwischen fünf und mehr als zehn, bei *Heterotrema Sarasinorum* zwischen acht und sechzehn. Kaum ein Dutzend zählt man bei *Cystodites cretaceus* Drasche, wenig mehr bei *Colella concreta* Herd., etwa $1^1/_2$ Dutzend bei *Circinalium concrescens*, *Amaroucium colelloides* Herd., zwischen 20 und 30 bei *Polyclinum fungosum* Herd., *Distaplia lubrica*, 30—40 bei mehreren *Distoma* (*D. crystallinum* Drasche) u. s. w. In den grossen Hoden der grossen Ascidien steigt die Zahl auf Hunderte und Tausende, und die einzelnen Follikel sind oft so wenig scharf voneinander gesondert, dass sich eine

genauere Zählung überhaupt nicht ausführen lässt, weil man oft im Unsicheren bleibt, ob es sich nur um eine einfache Lappung eines Hodenfollikels handelt, oder ob man bereits zwei gesonderte zählen soll (vgl. hier auch Textfig. 139, p. 645).

Wo sich zahlreichere, schärfer voneinander gesonderte Hodenfollikel finden, erfährt auch der Bau des Ausführungscanals eine Complication, indem sich zwischen das eigentliche Vas deferens und die Follikel Zwischenstücke einschieben, die als Vasa efferentia oder Follikelcanälchen zu bezeichnen sind. Diese letzteren vereinigen sich also erst zum Vas deferens oder Samenleiter (Textfig. 143). Die Verbindung und Vereinigung erfolgt bei den verschiedenen Arten in verschiedener Weise, und die Gestalt des ausführenden Canalsystems erweist sich daher, wie im folgenden Abschnitt näher ausgeführt ist, als recht mannigfaltig.

Der histologische Bau der Vasa efferentia ist im Wesentlichen der gleiche wie der des Vas deferens. Die Wand besteht aus einem einschichtigen, innen bewimperten Epithel, dessen Zellen in der Regel nur mässig hoch, oft annähernd cubisch geformt sind und zumeist in der Grösse hinter den Elementen des Samenleiters ein wenig zurück bleiben.

b. Die Gestalt.

a. Die Form des Hodens hängt in erster Linie *von der Zahl und der Anordnungsweise der Hodenfollikel* ab. Findet sich nur ein Follikel, so erscheint der Hoden so wie jener kugelähnlich. Sind die zahlreicheren Follikel voneinander wohl gesondert, so zeigt die Drüse meist eine traubenähnliche Gestalt, weil die Hodenbläschen mit kurzen oder längeren Canälchen allseitig dem Vas deferens sich ansetzen (*Distoma crystallinum*, *Distaplia lubrica*). Sind die Vasa efferentia verhältnissmässig lang und entspringen sie überdies alle ziemlich dicht nebeneinander am Hinterende des Samenleiters, so erinnert das Aussehen an eine Quaste, oder besser an eine gestielte vielriemige Peitsche, deren Enden mit Bleikugeln versehen sind (*Heterotrema Sarasinorum*). Zuweilen sind aber auch alle Follikel einzeilig nur an einer bestimmten Seite des Vas deferens angeordnet und erscheinen dann wie eine Franze, deren einzelne Fäden geknöpfte Enden besitzen (*Circinalium concrescens*, *Amaroucium globosum*, *Psammaplidium subviride*). Zwischen diesen drei Typen giebt es zahlreiche Uebergangsformen, und namentlich bei manchen Polycliniden wird man im Zweifel sein können, ob man den Hoden nur als eine etwas unregelmässigere Form des letzten Typus oder als eine besonders schlanke einfache Traubenform betrachten soll. Nicht immer verhalten sich auch alle Individuen völlig übereinstimmend, und bei den einen scheint dann die eine, bei den anderen die andere Hodenform stärker ausgeprägt zu sein.

Sind die einzelnen Hodenfollikel nicht so scharf voneinander abgetrennt, dass jeder sein eigenes, deutlich gesondertes Vas efferens er-

kennen lässt, so bezeichnet man die Drüse als gelappt (*Perophora*) oder, wenn die einzelnen Theile ziemlich regelmässig um einen Mittelpunct angeordnet sind, als rosettenförmig (*Cystodites cretaceus, Diplosomoides* [?] *Lacazei*). Es liegt auf der Hand, dass zwischen solchen weniger scharf gesonderten Hodenfollikeln und den deutlich gestielten kein principieller, sondern nur ein gradueller Unterschied besteht, und entwickelungsgeschichtlich erscheinen die letzteren auf frühen Stadien in der Gestalt der ersteren. Daher findet man denn auch bei den verschiedenen Arten einer Gattung, ja sogar bei verschiedenen Individuen derselben Species, die einen oder die anderen Follikelformen vorherrschend, und häufig genug sieht man beide nebeneinander in einem Hoden. So kann ein rosettenförmiger Hoden sich auch aus vorherrschend gestielten Follikeln zusammensetzen, deren kurze Vasa efferentia alle in das hinterste Ende des Samenleiters einmünden (*Cystodites durus*).

In allen diesen angeführten Fällen ist jeder einzelne Follikel für die Gesammtform des Hodens von Wichtigkeit, denn es handelte sich um mikroskopisch kleine Geschlechtsdrüsen kleiner Synascidien, deren Gestalt nur unter Zuhilfenahme mässig starker Vergrösserungen bestimmt werden konnte, wobei dann sofort auch die einzelnen Follikel hervortraten. Die Zahlen dieser letzteren hielten sich dann auch in verhältnissmässig engen Grenzen (vgl. p. 662).

Es giebt aber auch solche kleine Hoden, deren Follikel so wenig als selbstständige Gebilde hervortreten, dass das ganze Organ auch unter dem Mikroskop sack- oder schlauchförmig erscheint bei ziemlich glatter oder leicht gebuckelter Oberfläche. Auch wenn, wie es z. B. bei manchen Polycliniden (*Amaroucium proliferum* M. Edw.) der Fall ist, die äusseren Hodenfollikel recht bemerkbar hervorragen, kann doch die Schlauchform im Wesentlichen gewahrt bleiben. Als mehr oder minder glattwandige Schläuche oder cylindrische Körper beobachtet man die Hoden öfters da, wo sie sich in grösserer Zahl in einem Individuum vorfinden (Polystyeliden; *Styela, Polycarpa*). Fig. 10 und 20, Taf. XXVI, zeigen solche schlauch- und blasenförmige Hoden von einer *Polyzoa* und *Styela*. Zuweilen geht die Schlauchform bei Verdickung des einen und Verdünnung des anderen Endes in eine unregelmässige Flaschenform über.

Vergrössert sich aber der Hoden bei gleichzeitiger sehr bedeutender Vermehrung der Follikel so beträchtlich, dass er auch dem unbewaffneten Auge bei der Section des Thieres deutlich als ein besonderes Organ sichtbar wird, so wird ein einzelner und oft auch eine Gruppe weniger Follikel für die Gesammtform ziemlich bedeutungslos, und nur relativ grössere, aus zahlreicheren Einzelfollikeln sich zusammensetzende Gruppen kommen dann in Betracht. Allerdings gestatten die Abbildungen und Beschreibungen, die frühere Autoren von gewissen Hodenformen gegeben haben, diesen Schluss nicht ohne Weiteres; im Gegentheil wird sogar häufig eine Gruppe von dicht benachbarten primären Follikeln einfach „Hodenfollikel“ oder „Hodenbläschen“ genannt und als ein durchaus ein-

faches, nicht aus verschiedenen Theilen zusammengesetztes Gebilde gezeichnet. Es ist daher nicht immer ganz leicht und in vielen Fällen überhaupt nicht ausführbar, den wahren Aufbau des Hodens aus den älteren Publicationen zu erschliessen, und eine genauere Nachuntersuchung bei zahlreichen Species scheint mir daher sehr wünschenswerth zu sein, um über das Verhalten der kleinen primären Follikel vollen Aufschluss zu erhalten. So bestehen z. B. offenbar die einzelnen, wie gestielte Beeren am Vas deferens hängenden Hodenläppchen bei *Molgula Bleizi* (Fig. 18, Taf. XXVI) immer aus sehr zahlreichen primären Follikeln, während das in der gleichen Weise für die äussersten in der Zeichnung (Fig. 15, Taf. XXVI) zu sehenden Endzweige des Hodens der *Molgula solenota* kaum allgemein gelten dürfte; jedenfalls kann hier auch in den grössten Endzweigen nur eine viel geringere Zahl Follikel, in den kleinsten vielleicht nur ein einziger vorhanden sein. Auch die Terminalbläschen, die im Hoden zahlreicher durch Polycarpen ausgezeichneten Arten, besonders der *Polycarpa*, sich finden (vgl. Textfig. 143, Fig. 9, Taf. XXVI), dürften vielleicht nur auf frühen Ausbildungsstufen einen einzigen primären Hodenfollikel darstellen (z. B. *Polycarpa tuberosa*), nach Erlangung der vollen Geschlechtsreife aber einer ganzen Follikelgruppe entsprechen, die durch Theilung und Lappung des ursprünglichen entstanden ist.

Die Hoden, an denen man schon mit freiem Auge solche Follikelgruppen unterscheiden kann, erweisen sich in ihrer Gestalt sehr mannigfaltig. Häufig erscheint die ganze Drüse in zahlreiche ganz bestimmt gelagerte Abschnitte zerfallen, die alle annähernd von gleicher Grösse und recht scharf voneinander gesondert sind; nur die verbindenden Canäle vereinigen alle Theile zu einem Ganzen. Sehr oft liegen dann die einzelnen Hodenpartien in zwei Reihen, die sich an einem Ende hufeisenförmig aneinander schliessen können, regelmässig vertheilt, wie es z. B. die zuletzt erwähnten Abbildungen für die Gattung *Polycarpa* zeigen, wie es aber auch bei Molguliden (*Molgula Bleizi* in Fig. 18, Taf. XXVI) vorkommt. In anderen Fällen sind die einzelnen Hodentheile zahlreicher und unregelmässiger angeordnet; sie liegen oft noch annähernd einschichtig in einer Fläche (*Molgula solenota* in Fig. 15, Taf. XXVI), zumeist aber sind sie in dem dem Eierstock oder Darmcanal benachbarten Raum so vertheilt, dass man sie auf jedem beliebig geführten Durchschnitt in mehreren oder zahlreichen Schichten nebeneinander gelagert sieht (*Ciona, Ascidia*). In diesen letzteren Fällen darf man die Hoden als traubenförmig bezeichnen, wenngleich die Anordnung der einzelnen Beeren eine sehr unregelmässige, die Grösse eine sehr verschiedene sein kann. Mehr oder minder traubenähnlich findet man auch die Hoden mancher Molguliden. Bei *Molgula echinosiphonica* sind die kugeligen Follikelgruppen lang gestielt und wenig zahlreich; und bei manchen Individuen erscheinen sie in Hufeisenform angeordnet, wie oben bereits für *Molgula Bleizi* angedeutet wurde. Dicht aneinander gepresst und kurz gestielt liegen alle Follikel nur am hintersten verzweigten

Ende des Vas deferens bei *Ctenicella Lanceplaini*, während sie bei *Eugyra arenosa* sich allseitig um den Ausführungsgang anordnen. Auch bei den Cynthien (*Cynthia*, *Microcosmus*) findet man häufig traubenförmige Hoden; im Gegensatz zu den Molguliden aber folgt hier zumeist die Anordnung der einzelnen Follikelgruppen mehr oder minder genau der Traubenform des Ovariums (vgl. Textfig. 138*A* u. *B*).

In sehr vielen grösseren Hoden der Monascidien treten aber derartige besondere Follikelgruppen und Hodenabschnitte gar nicht hervor, sondern das ganze Organ erscheint einheitlich, aber bei den verschiedenen Arten in sehr verschiedenen Formen. Oft bildet der Hoden eine rundliche, kugelähnliche oder eiförmige, oder in einer Richtung stärker abgeflachte, fast scheibenartige Masse, die in wechselnder Weise sich an das Ovarium anlegt (vgl. Fig. 16, 17, 19, Taf. XXVI). Oft streckt er sich in einer Richtung besonders lang und wird schlauch- oder bandförmig, wie wir es als weit verbreitet bei den aus verhältnissmässig wenig zahlreichen Follikeln bestehenden Hoden der Polycliniden bereits oben beschrieben haben. Diese bandförmigen Testes sind wohl kaum jemals ganz eben ausgebreitet, sondern mehr oder minder stark gebogen, so dass sie oft die Ovarien zu umhüllen beginnen. Das Gleiche gilt von den etwas breiteren, blattförmigen Hoden, denen man zuweilen bei den Molguliden begegnet. Uebrigens variirt auch die Gestalt des Hodens bei den verschiedenen Individuen einer Species nicht unbeträchtlich, zuweilen so bedeutend, dass bei den einen und anderen ganz verschiedene Formtypen zur Ausbildung gelangen können. So fand Lacaze-Duthiers (1877) den Hoden der *Molgula socialis* zumeist etwa einem gefiederten Blatt ähnlich, das dem Ovarium dicht auflag, indem von einem langen Vas deferens in biserialer Anordnung zahlreiche Nebencanälchen ausgingen, die dicht mit aneinander gepressten Follikeln besetzt waren. Manchmal aber war der Samenleiter nur kurz und allseitig von gelappten Follikeln und Follikelgruppen ganz dicht umschlossen, so dass der Hoden etwa einer beerenreichen Traube glich. Dass jeder Hoden im Laufe seiner Entwickelung seine Gestalt recht beträchtlich verändert und namentlich zur Zeit der vollsten Geschlechtsreife anders aussieht als vorher und nachher, bedarf keiner weiteren Erörterung.

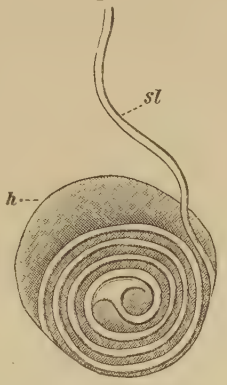
b. Im engsten Zusammenhang mit der eben beschriebenen Form des die Spermatozoen producirenden Hodenabschnitts steht *die Gestalt des ausleitenden Canalsystems*, an dem wir bereits oben (p. 663) ausser einem Vas deferens zahlreiche Vasa efferentia unterschieden haben. Diese letzteren bieten, ein jedes einzeln betrachtet, in ihrer Gestalt kaum bemerkenswerthere Besonderheiten: sie sind meist kurze, cylindrische Schläuche, die nach dem Follikel zu gewöhnlich sich ein wenig trichterförmig erweitern. Von Wichtigkeit aber und recht verschieden ist die Art und Weise, in der diese Canälchen zu grösseren Sammelcanälen zusammentreten, die füglich alle in das Vas deferens einmünden.

Das Vas deferens, das im einfachsten Fall das gesammte Canal-

system des Hodens bildet, zeigt bei den verschiedenen Ascidien ein recht wechselndes Aussehen. Als die ursprünglichste Form wird man wohl die einfache, gerad gestreckte Schlauchform auffassen dürfen, deren Querschnitt annähernd kreisähnlich oder längselliptisch erscheint und an allen Stellen des Canals ziemlich den gleichen Umfang besitzt. Ebensowenig wie die Wanddicke variirt in der Regel die Weite des Lumens im Verlaufe des Samenleiters in einer erheblicheren Weise. Weit verbreitet finden sich diese einfachen Samenleiter unter den Synascidien bei Distomiden, Polycliniden, Diplosomiden; auch grössere Sociale und Monascidien, wie z. B. *Ciona*, *Clavelina*, viele *Molgula*, *Ctenicella*, *Styela*, *Polycarpa* u. s. w., besitzen ein schlauchförmiges gestrecktes Vas deferens, das allerdings zuweilen eine bedeutende Länge erreichen kann und dann natürlich nicht schnurgerade verläuft, wenngleich es nicht erheblich von der Normalen abzuweichen braucht.

Mehr oder minder stark gekrümmt oder geschlängelt verlaufen aber auch oft solche Samenleiter, die im Vergleich zur Gesammtlänge des Körpers nur kurz zu nennen sind, und es lassen sich selbst innerhalb einzelner Familien beliebige Reihen zusammenstellen, die continuirliche Uebergangsformen von einem geradgestreckten zu einem complicirter gewundenen Samenleiter darstellen. Auf Taf. XXVI sind einige stärker oder schwächer gekrümmte Vasa deferentia aus verschiedenen Ascidienfamilien abgebildet worden. Erlangt der Samenleiter eine verhältnissmässig bedeutende Länge, so ist er meistens, auch wenn seine Lumenweite an allen Stellen fast die gleiche bleibt, S-förmig gestaltet oder noch mehr geschlängelt, indem er in seinem Verlauf dem Oviduct und häufig auch dem Intestinum folgt (*Perophora* in Textfig. 110 *C*, p. 448; zahlreiche Distomiden und Polycliniden und unter den Monascidien besonders die Gattung *Ascidia* und deren Nächstverwandte).

Fig. 144.



Schematische Darstellung eines spiralig gewundenen Vas deferens einer Didemnide.
h = Hodenfollikel; *sl* = Samenleiter.

Besonderes Interesse beanspruchen die Samenleiter, deren aus den Follikeln entspringende Anfangstheile spiralig aufgerollt sind, während der in die Cloake mündende Endabschnitt sowie das Mittelstück ziemlich geradgestreckt oder nur wenig geschlängelt verlaufen (Textfig. 144). Charakteristisch ist diese Samenleiterform für die Didemniden, doch findet sie sich auch bei *Coelocormus*, bei Lahille's *Diplosomoides Lacazei* (= *Leptoclinum?*). Die Zahl der Spiralwindungen zeigt, wenn sie grösser ist, wohl meistens auch innerhalb einer Species geringe individuelle Verschiedenheiten, und das Gleiche tritt zuweilen auch ein, wenn nur sehr wenige Windungen vorhanden sind. Die wenigen gesonderten

Hodenfollikel von *Diplosomoides Lacazei* werden höchstens von zwei bis drei Spiraltouren umschlungen. Wieviel Touren das Samenleiterende um die wenig zahlreichen Hodenfollikel des *Coelocormus* beschreibt, hat Herdman nicht besonders erwähnt, doch scheinen es nicht gerade viele zu sein. Bei *Didemnum* und *Leptoclinum* scheint das Vas deferens zumeist etwa ein Dutzend Umdrehungen zu bilden (*D. cereum*, *D. fallax*; *L. maculatum*). Doch ist auch häufig der Verlauf ein weniger complicirter, und man zählt dann nur eine geringere Zahl Spiraldrehungen: nur drei bei einem von Della Valle (1882) abgebildeten, aber nicht näher bestimmten *Distoma*, vier bis fünf bei *D. Savignyi*, sechs bis sieben oder sechs bis acht bei *Lept. speciosum*, *L. japonicum*, acht bis zehn bei *L. speciosum* var. *asperum* (Herdman).

Zuweilen verändert sich die Weite des Lumens im Verlauf des Samenleiters ganz erheblich. Recht auffallend ist das bei *Molgula pyriformis* (Fig. 16, Taf. XXVI), bei der das knäuelförmig aufgewundene Vas deferens nahe seiner Ursprungsstelle aus dem Hoden und auch in der Mitte besonders umfangreich erscheint, während das Endstück stark verjüngt ist. Nach Michaelsen ist dieser Samenleiter durchschnittlich 0,4 mm dick und verengt sich bis auf 0,15 mm; in der Zeichnung treten noch schärfere Gegensätze hervor.

Auch da, wo der Samenleiter ziemlich geradgestreckt verläuft, können blasenförmige Erweiterungen auftreten, die als Samenblasen zu bezeichnen sind und zur Zeit der männlichen Geschlechtsreife mit Spermatozoen prall angefüllt erscheinen. Bei *Diplosoma Listeri* kommen nach den Beobachtungen Lahille's (1890) zwei solcher Blasen vor. Die eine liegt am Hinterende des Vas deferens, dort, wo die beiden aus den zwei Hodenfollikeln kommenden Vasa efferentia in dieses einmünden; sie wurde von ihrem Entdecker als „réservoir séminal" bezeichnet. Die andere Blase, „ampoule séminale" findet sich unmittelbar an der Einmündungsstelle des Canals in die Cloake.

Das Endstück des Samenleiters ragt sehr häufig schornsteinartig in die Cloakenhöhle hinein, indem es dabei das dünne Cloakenepithel vor sich her treibt und sich mit ihm umhüllt (vgl. Textfig. 138). Bei *Molgula pyriformis* (Fig. 16, Taf. XXVI) erreicht dieses freie Endstück eine Länge von ca. 2 mm (Michaelsen), und bei manchen *Ascidia* und nächstverwandten Gattungen, besonders aber bei *Ciona* (Fig. 8, Taf. XXII), verläuft das Vas deferens dem Oviduct und Intestinum dicht angeschmiegt manchmal mehrere Centimeter weit im dorsalen Septum vom Peribranchial- resp. Cloakenepithel umgeben.

Das äusserste Endstück des Samenleiters zeigt häufiger ein von den übrigen Theilen abweichendes Aussehen, auch davon abgesehen, dass es stets eine Oeffnung in die Cloakenhöhle besitzt. Diese Perforation ist fast immer nur sehr fein, in der Regel nur unter dem Mikroskop wahrnehmbar oder mit dem freien Auge als ein winziges Loch eben erkennbar. Gewöhnlich ist die Oeffnung beträchtlich kleiner als die des Ei-

leiters, manchmal neben dieser kaum zu bemerken (*Polycarpa varians*), zuweilen aber allerdings sind beide so vollständig gleich in Form und Grösse, dass sich nur aus dem Verlaufe der Canäle feststellen lässt, welches die männliche und weibliche Geschlechtsöffnung ist (z. B. *Cynthia sigillata*, *Microcosmus spinosus*, *Forbesella*). Zumeist ist der Oeffnungsrand glatt und annähernd kreisförmig, oft von etwas höheren Zellen gebildet, als die benachbarten Theile der Samenleiterwand; manchmal stellt auch die Oeffnung einen ganz feinen Querschlitz dar, der sich nur während der Ejaculation des Spermas etwas erweitert. Eine solche Erweiterung dürfte übrigens häufig auch da eintreten, wo die Perforation kreisähnlich gestaltet und besonders klein und schwer nachweisbar ist. Doch habe ich besondere Muskeln, von der Art, wie sie den Anus umgeben, nicht bemerkt. Ist die Oeffnung schlitzförmig, so erscheinen die Ränder zuweilen lippenförmig verdickt und gewulstet; und die rundlich gestalteten Perforationen sind in manchen Fällen von kleinen zahn- oder lappenförmigen Bildungen umstellt, die sich in die Cloakenhöhle hinein erheben (z. B. *Cynthia Roretzii*, Textfig. 138*C*, p. 641). In seltenen Fällen sind die Lappen zahlreich und von etwas ansehnlicherer Grösse, so dass sie wie eine Rosette dem Endstück des Vas deferens aufsitzen. Bei *Cynthia haustor* ist diese Rosette sehr regelmässig gestaltet und besteht aus sechs bis acht zierlichen Lappen (Textfig. 138*B*).

Sehr eigenartig verhält sich das Endstück bei *Ciona*. Heller hat die Mündungsstelle des Eileiters für die des Vas deferens gehalten, beschreibt und zeichnet aber in der Nähe dieser die wahren Endcanälchen des Samenleiters als keine, schlauchförmige Drüsen. Zutreffend erkannt hat den Bau des Endstücks des Samenleiters erst Roule (1884). Wie oben bereits erwähnt wurde, verlaufen Ei- und Samenleiter der *Ciona* dicht nebeneinander. In der Höhe, in der der Oviduct sich in die Cloake öffnet, erweitert sich das Vas deferens zu einer recht ansehnlichen Blase. Besonders bei der Betrachtung eines medianen Längsschnittes durch diese Region wird diese Erweiterung auffallend, während sie bei der Rückenansicht (Textfig. 142, p. 660) weniger hervortritt. In geschlechtsreifen Thieren findet man diese Blase mit Spermatozoen prall erfüllt, und es ist vielleicht auch nicht unwahrscheinlich, dass sie lediglich eine vorübergehende Erweiterung des Canallumens darstellt, die durch die Masse des Zeugungsmaterials hervorgerufen wurde, und nicht ein beständiges Organ. Nach vorn zu öffnet sich der Samenleiter nicht durch eine einzige Oeffnung, sondern durch zahlreichere Poren in die Cloakenhöhle, denn es erhebt sich hier seine Wand in etwa acht bis zwölf kurzen, cylindrischen Schläuchen, die alle an ihrer Spitze durchbohrt sind. Diese von Heller als Drüsen gedeuteten Gebilde erscheinen im Leben roth gefärbt, weil sich zahlreiche pigmentirte Mesenchymzellen in ihrer Umgebung ablagern, während die etwas verdickten Epithelwandungen selbst keine Pigmente zu führen scheinen (Roule).

Ueberall, wo zahlreichere Hodenfollikel vorhanden sind, setzen sich

an den Samenleiter mehr oder minder deutlich gesonderte Vasa efferentia an. Bei reicherer Lappung und bedeutenderer Grösse des Hodens trägt der ausführende Hauptcanal nicht direct alle einzelnen Follikel, sondern es schiebt sich ein mehr oder minder reich verzweigtes Canalsystem dazwischen ein, an dem man Nebencanäle erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden kann. Es ist vielleicht nicht immer ganz leicht, das Vas deferens von den Nebencanälen erster Ordnung scharf abzugrenzen. So findet man z. B. in manchen Polycarpen der Gattung *Polycarpa* (*P. viridis*) die Hoden nach dem in Fig. 9, Taf. XXVI abgebildeten Typus gebaut. Der Samenleiter spaltet sich in kurzer Entfernung von seiner Mündung in zwei Aeste, die divergirend bis an das Hinterende der Zwitterdrüse verlaufen und die Vasa efferentia der Hodenfollikel aufnehmen. Es lässt sich sowohl die Auffassung vertheidigen, dass nur das einheitliche Endstück als Vas deferens, die beiden Hauptstämme aber als Nebencanäle erster Ordnung zu bezeichnen seien, als auch die Ansicht, dass diese letzteren dem Vas deferens zugezählt werden müssten. Diese Meinung würde besonders der Vergleich mit anderen Polycarps nahe legen, deren Hoden, wie es Textfig. 143, p. 662, zeigt, nur einen langen mittleren Canal besitzt, der — ähnlich wie eine Blattrippe — durch die ganze Drüse reicht, biserial die Vasa efferentia trägt und zweifellos in seiner ganzen Ausdehnung als Vas deferens zu bezeichnen ist. Der hintere Abschnitt dieses Samenleiters entspricht aber einem der beiden Nebencanäle erster Ordnung der vorher beschriebenen Drüsenform.

Deutlicher vom Vas deferens gesondert treten zwei Nebencanäle erster Ordnung bei *Ciona intestinalis* auf. Aus den gelappten Hodenmassen sieht man zwei Ausführungsgänge entspringen, den einen vom Magen-, den anderen vom Darmtheil der Zeugungsdrüse; sie treten in gerade entgegengesetzter Richtung aneinander und vereinigen sich zu einem unpaaren, viel umfangreicheren Samenleiter, der geradeaus nach vorn verläuft (Heller). Bei *Molgula solenota* entsteht das Vas deferens durch Vereinigung von drei Nebencanälen; aber auch hier ist die Auffassung nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen, dass der eine von diesen, der ungefähr in der Richtung des Samenleiters verläuft und vielleicht auch ein wenig länger und stärker ist als die beiden anderen, nur als der Hinterabschnitt des Vas deferens selbst zu betrachten sei (Fig. 15, Taf. XXVI).

Die durch weitere Gabelung entstandenen Nebencanälchen zweiter und dritter Ordnung verhalten sich bei verschiedenen Individuen und selbst an verschiedenen Stellen in ein und demselben Hoden verschieden. Die Verzweigungen sind im Einzelnen so mannigfaltig und wechselnd, dass eine eingehendere Beschreibung, die mit wenigen Worten kaum zu geben ist, nicht der Mühe lohnt, zumal bislang typische Verschiedenheiten, denen eine grössere Bedeutung zukäme, nicht bekannt geworden sind und sich wahrscheinlich auch nicht vorfinden. Nur darauf möchte ich hier besonders hinweisen, dass zuweilen an den Verzweigungs-

stellen zumeist nur kleinere blasenförmige Erweiterungen auftreten können. Gelegentlich können auch die Nebencanäle mitten in ihrem Verlauf in ähnlicher Weise sich erweitern, wie das Vas deferens zu den Samenblasen anschwillt. Nach Heller (1874) finden sich solche ampullenförmige Erweiterungen der Vasa efferentia bei *Ascidia mentula*.

c. Die Grösse.

Ueber die Grösse der Hoden werden an dieser Stelle nur wenige Angaben genügen. In allen den Fällen, in welchen beiderlei Geschlechtsproducte zu Zwitterdrüsen eng verbunden sind, gelten im Grossen und Ganzen die Masse, die oben (p. 643) für die Ovarien angeführt wurden, auch für die Hoden. Freilich weichen beide Drüsen zumeist in ihrer Form so sehr voneinander ab, dass die Volumina sehr verschieden sein können, auch wenn die Längsausdehnungen die gleichen sind. Doch wird man immerhin auch über die Massen, wenigstens in manchen Fällen, bestimmtere Vorstellungen erlangen, wenn man die Mittheilungen zu Rathe zieht, die oben (p. 615 u. fg.) über die gegenseitigen Lagebeziehungen und Gruppirungen der männlichen und weiblichen Theile in den Zwittergonaden niedergelegt sind. Uebersehen darf freilich nicht werden, dass bestimmte Angaben über die Grösse der Hoden von früheren Autoren fast gar nicht gemacht worden sind, und dass sich oft nur aus den Abbildungen einiges erschliessen lässt.

Am kleinsten sind die Hoden, die nur aus sehr wenigen oder aus einem einzigen primären Follikel bestehen; sie messen stets nur geringe Bruchtheile eines Millimeters in ihrer längsten Axe. Immerhin aber kann die relative Grösse gegenüber dem Volumen des ganzen Thieres hier eine sehr bedeutende sein. Zahlreiche Textfiguren, die dem die Ascidiensystematik behandelnden Kapitel eingefügt sind, geben über diese Grössenverhältnisse deutlichen Aufschluss. Es dürfte hier genügen, nur einige Zahlen besonders hervorzuheben. Bei manchen Didemniden (*Didemnoides macroophorum* Drasche) beträgt der Durchmesser des einzigen kugeligen Hodenfollikels $^1/_6$ bis $^1/_5$ der gesammten Körperlänge und mehr als $^1/_3$ der Breite, bleibt aber freilich noch beträchtlich hinter der Grösse eines reifen Eies zurück. Die beiden Hodenfollikel von *Diplosoma carnosum* erstrecken sich durch die ganze Breite der Ascidie und erreichen in ihrer grössten Ausdehnung eine Länge, die nur wenig hinter der halben Körperlänge des Thieres zurücksteht. Bei den Distomiden tritt in der Regel, obwohl die Zahl der Hodenfollikel eine grössere ist, doch die Masse der männlichen Zeugungsstoffe ein wenig zurück. Bei *Distoma crystallinum* beträgt die Hodenlänge etwa $^1/_6$, bei *Distaplia lubrica* $^1/_5$ der Körperlänge, sehr bedeutend wird sie bei manchen Polycliniden, bei denen der Hoden zumeist sehr stark in die Länge gezogen erscheint. Bei *Polyclinoides diaphanum* z. B. ist der Hoden etwa nur $^1/_5$, bei *Psammaplidium obesum* $^1/_4$, bei *Amaroucium proliferum* $^1/_3$, bei *Circi-*

nalium concrescens, *Aplidium asperum* nahezu $^1/_2$, bei *Amaroucium simplex* etwas mehr als $^1/_2$, bei *Amaroucium flavo-lineatum* Sluiter fast $^2/_3$ so lang als die Hauptaxe des Körpers.

Da die Grösse der einzelnen Hodenfollikel bei den verschiedenen Species beträchtlich schwanken kann und selbst individuelle Unterschiede zeigt, so ergiebt sich, dass die Gesammtgrösse der Hoden nicht immer proportional der Follikelzahl zunimmt. Es ist selbstverständlich, dass die Hodengrösse zu verschiedenen Lebenszeiten des Thieres variirt und zur Zeit der männlichen Geschlechtsreife am grössten ist. Alle hier angeführten und noch anzuführenden Zahlen beziehen sich auf diesen letzten Zeitpunct.

Sind in einem Thiere zahlreiche Hoden vorhanden, so sind diese natürlich immer nur klein. Ist jeder dieser Hoden mit einem Eierstock zu einer Zwittergonade verbunden, so sind beide Drüsen von annähernd gleicher Grösse, wenigstens scheinen mir die Unterschiede nicht wichtig genug zu sein, um hier die Angaben, die ich oben (p. 643 u. fg.) für gewisse Polycarps resp. Ovarien gemacht habe, noch zu ergänzen, und das Gleiche gilt, freilich nur ganz im Allgemeinen, wenn neben den zahlreichen Hoden auch viele gesonderte weibliche Polycarps bestehen. Das ist z. B. unter den Cynthideen (Styelinen) in der Gattung *Heterocarpa* der Fall, bei der rechts acht bis zehn isolirte Ovarien, links circa zehn Hoden liegen, die alle von eiförmiger oder kugelähnlicher Gestalt sind und ungefähr 0,6 bis 0,8 mm im Durchmesser erreichen. Ebenso kommen zahlreiche getrenntgeschlechtliche Polycarps in der Familie der Polystyeliden vor; die meisten dieser Arten hat neuerdings Michaelsen (1900) unter dem Gattungsnamen *Allococarpa* zusammengefasst, und überdies finden sich derartige Geschlechtsorgane bei *Chorizocormus* und *Synstyela*. Bei *A. Zschaui* sind die grössten Hodenbläschen 1,2 mm lang, 0,5 mm dick, die Eierstöcke etwa 0,9 mm lang, 0,4 mm dick; bei *A. Bridgesi* schwankt die Grösse der Gonaden sehr bedeutend, die grössten männlichen sind 1,5 mm, die weiblichen nur 0,7 mm lang, und auch bei *A. intermedia* und *A. Emilionis* bestehen ähnliche Grössenunterschiede, während bei *Synstyela incrustans* Herd. die Ovarien etwas grösser zu sein scheinen.

Bemerkenswerther sind aber die Grössenunterschiede bei den Arten, die zahlreiche Hoden aber nur wenige Ovarien besitzen, wie es bei manchen *Styela*, bei *Stylopsis* und verbreiteter unter den Molguliden vorkommt (zahlreiche *Molgula*, *Gamaster*, *Eugyriopsis*, *Ctenicella rugosa*), bei denen aber allerdings zuweilen die ursprünglich getrennten und mit je einem selbstständigen Vas deferens ausgestatteten Hoden mehr oder minder innig verwachsen und ineinander fliessen können. Während in diesen Fällen die Ovarien viele Millimeter und selbst mehrere Centimeter lange Körper darstellen, sind die Hoden viel kleiner, und zwar im Allgemeinen umso weniger umfangreich, in je bedeutenderer Zahl sie vorkommen. Bei *Styela armata*, bei der freilich die Zahl und Grösse der einzelnen Hoden recht erhebliche Verschiedenheiten darbieten können, beträgt das

Volumen mancher männlichen Drüsen fast den vierten Theil des Ovariums, während andere wieder viel weniger als $^1/_{10}$ messen; die Hodenlängen schwanken etwa zwischen 1 und 4 mm (vgl. Textfig. 121, p. 500). Bei *Styela variabilis* sind die Hodenschläuche sehr zahlreich und sehr klein im Vergleich zu den langen, geschlängelten Ovarien; sie erreichen eine Länge, die 1 mm niemals viel übertrifft (Fig. 1 u. 20, Taf. XXVI). Bei den Molguliden liegen beiderlei Geschlechtsdrüsen entweder unmittelbar aneinander gepresst oder doch wenigstens in naher Nachbarschaft, und die zahlreicheren Hoden finden sich stets an einer bestimmten Körperstelle sämmtlich nahe bei einander. Dadurch lassen sich die Massen der männlichen und weiblichen Zeugungsstoffe leichter miteinander vergleichen, und man kann sich in den meisten Fällen unschwer davon überzeugen, dass beide annähernd gleich oder doch wenigstens nicht allzusehr verschieden sind. Die Grösse des Einzelhodens bestimmt sich also ungefähr nach der Anzahl der Drüsen. Bei *Gamaster dakarensis* erreicht jeder der zehn zu einer Rosettenfigur angeordneten verzweigten Hodenschläuche eine Länge von etwa 2 bis höchstens 3 mm, oder circa $^1/_6$ bis $^1/_5$ der Ovariallänge; bei *Molgula roscovita*, *M. ampulloides*, *M. simplex*, *M. oculata* (Fig. 14, Taf. XXVI) u. s. w. verändert sich mit der wechselnden Zahl der Hoden bei verschiedenen Individuen und selbst rechts und links in ein und demselben Thier die relative Grösse gegenüber dem benachbarten Ovarium, und überdies treten bedeutende Verschiedenheiten in der Grösse selbst der nebeneinander liegenden Hoden auf. Um nur ein Beispiel besonders zu nennen, so schwankt die Grösse der einzelnen Hoden bei *M. oculata* zwischen 5 und 10 mm, während das Ovarium, dem sie quer aufgelagert sind, über 4 cm misst.

Die Grösse des Samenleiters zeigt ähnliche Verschiedenheiten wie die des Eileiters. Da das Vas deferens fast immer nur einen dünnen Canal darstellt, kommt hier nur seine Länge in Betracht, die sich freilich sehr variabel erweist. Nicht nur bei den verschiedenen Arten, sondern auch bei verschiedenen Individuen einer Species und selbst an den verschiedenen Hoden ein und desselben Thieres beobachtet man erhebliche Längenunterschiede. So schwankt z. B. die Länge der schlauchförmigen, am Ende roth gefärbten Vasa deferentia bei *Stolonica aggregata* zwischen 0,5 mm und 2 mm; freilich variirt hier auch die Grösse der rosettenförmigen Drüsentheile von 0,5 bis 1 mm Durchmesser.

Bei Synascidien lässt sich sehr häufig leicht feststellen, dass die Länge des Samenleiters in vollster Abhängigkeit von der Lage der Hodenfollikel steht. Wo diese weit hinten im Abdomen oder Postabdomen ruhen, muss nothwendiger Weise der ausführende Canal eine sehr ansehnliche Länge besitzen, um die Spermatozoen bis zur Cloake zu leiten (vgl. die Textfiguren im systematischen Theil). Wo aber, wie fast überall bei den Monascidien, die männlichen Drüsen den Peribranchialräumen und der Cloakenhöhle ganz nahe liegen, würde sehr häufig ein viel kürzerer Canal, als er in Wirklichkeit vorhanden ist, aus-

reichend sein. Freilich ist das Vas deferens oft auch nur gerade so lang, dass der Anschluss an die Peribranchialwand erreicht wird, andererseits aber ist bei manchen Arten derselben Gattung eine Streckung des Samenleiters eingetreten, so dass dessen Mündung von den Hodenfollikeln weiter entfernt und in die Nähe der Oviductöffnung verschoben wird. Eine Vergleichung der Abbildungen auf Taf. XXVI erweist das für die Gattungen *Molgula*, *Ctenicella* und *Eugyriopsis*. Die bedeutendste Verlängerung erfährt das Vas deferens bei *Ciona*, *Ascidia* und den verwandten Formen, und es erreicht hier die Länge des Eileiters, dem es auch in seinem Verlaufe folgt. Die oben (p. 644) für den Oviduct angeführten Zahlen gelten daher auch für das Vas deferens. Die Mündungen der Geschlechtsdrüsen rücken auf diese Weise in den vordersten Theil der Cloakenhöhle, in die nächste Nähe der Egestionsöffnung, so dass die Zeugungsstoffe sofort das Thier verlassen können, ohne im Cloakenraum länger verweilen oder diesen ganz durchwandern zu müssen. Wo bei einfachen Ascidien die Entwickelung der befruchteten Eier innerhalb des Mutterthieres im Peribranchialraum erfolgt, wird man in der Regel voraussetzen dürfen, dass die Geschlechtsorgane in beträchtlicherer Entfernung von der Egestionsöffnung weiter hinten im Cloaken- oder Peribranchialraum ausmünden.

d. Die Farbe.

Die Färbung der Hoden bietet nur wenig Bemerkenswerthes. Wenn zur Zeit der männlichen Geschlechtsreife die Drüse mit Spermatozoen erfüllt ist, erscheint sie häufig in etwas anderem Farbenton als vorher; sie hebt sich dann gewöhnlich durch ihr milchweisses Aussehen von den Nachbargeweben ab und tritt besonders bei vielen Cynthideen scharf hervor, deren andere Organe, wie selbst auch die Eierstöcke, mehr oder minder intensiv roth gefärbt sind (*Styelopsis*, *Polycarpa tuberosa*). Bei *Cynthia morus* erscheinen die Hodenläppchen schmutzig weiss oder hellgrau und setzen sich deutlich von den ziegelrothen Ovarialtrauben ab. Oefters nehmen sie einen gelblichen Ton an, während die Ovarien roth oder violett sind (*Cynthia sigillata*, *Stolonica aggregata*). Mehr oder minder ausgesprochen roth ist übrigens bei *Stolonica* auch das etwas erweiterte Ende des Samenleiters. Etwas lebhafter orangegelb sind die Hoden des *Microcosmus spinosus* gezeichnet, während die Ovarien noch dunkler rosafarben mit einem Stich ins Violette erscheinen. Dunkler orangeroth gefärbt sind die Hodenbläschen der *Heterocarpa glomerata*, deren reife Ovarien bis auf die ungefärbten kurzen Eileiter mit fast blutrothen Pigmenten durchsetzt sind. In allen Fällen scheinen die verschiedenen Färbungen auf Pigmenten zu beruhen, die in den Wandungen des Hodens abgelagert sind, während die Spermatozoen selbst ganz farblos erscheinen.

e. Die Zahl.

Die Angaben, die oben (p. 649 u. fg.) über die Anzahl der Ovarien gemacht worden sind, gelten zum grossen Theil auch für die Hoden, da die meisten Zwitterdrüsen sich immer nur aus einem männlichen und weiblichen Theil zusammensetzen. Eine Besprechung erfordern daher nur die Fälle, in denen entweder Hoden und Ovarien vollkommen voneinander getrennt sind, oder die Zwittergonaden aus einer verschiedenen Zahl männlicher und weiblicher Drüsen sich aufbauen. Das findet sich bei vielen Molguliden und Cynthideen (besonders bei Styelinen) und unter den Synascidien bei Botrylliden und Polystyeliden verwirklicht.

Bei den Botrylliden scheint jederseits stets nur ein Hoden vorhanden zu sein, auch wenn die Zahl der nur ein Ei führenden Ovarien beträchtlicher ist. In alten Thieren sind zuweilen nur diese paarigen Hoden vorhanden, weil die Eierstöcke bereits eine frühe Rückbildung erfahren haben (*Botrylloides fulgurale*, *Polycyclus Jeffreysi*, *Sarcobotrylloides purpureum*); manchmal konnten allerdings wieder keine Hoden nachgewiesen werden (*Sarcobotrylloides pannosum*). Die Gattung *Symplegma* hat nur einen Hoden, der mit dem Ovarium zu einer unpaaren, in der Darmschleife liegenden Zwittergonade verbunden ist.

Besondere, von den weiblichen Geschlechtsorganen getrennte Hoden finden sich unter den Polystyeliden bei *Alloeocarpa*, *Chorizocormus*, einigen *Synstyela*. *A. Zschaui* besitzt links ca. 20 Hoden (rechts ca. 20 ♀ Polycarps), *A. Emilionis* ca. 12 männliche (ca. 18 weibliche), *A. intermedia* ca. 9 (ca. 12 weibliche), *A. Bridgesi* nur eine bis fünf männliche Gonaden (rechts zahlreiche Ovarien).

Unter den Monascidien zeigt *Heterocarpa glomerata* eine ähnliche Vertheilung der Geschlechtsdrüsen: nur links liegen die kugeligen Hoden, circa zehn an der Zahl, rechts finden sich acht bis zehn Ovarien. Bei *Stolonica aggregata* zählt man links etwa $1^1/_2$ Dutzend, rechts vorn etwa $^1/_2$ Dutzend als Hoden functionirende Gonaden, während nur etwa sechs bis neun in weiblicher Thätigkeit begriffen sind, gleichwohl aber neben dem Oviduct einen langen Samenleiter tragen.

Sehr verschieden ist die Zahl der Ovarien und Hoden bei manchen von den *Styela*, denen eigentliche Zwitterdrüsen fehlen, weil männliche und weibliche Drüsen ganz selbstständig und unabhängig bleiben. Bei *Styela armata* (Textfig. 121, p. 500) beobachteten Lacaze-Duthiers und Delage jederseits etwa $^1/_2$ Dutzend sehr verschieden grosser Hoden (jederseits nur ein Ovarium); bei *Styela variabilis* (Fig. 1, Taf. XXVI) steigt die Hodenzahl auf jeder Seite bis über 50 und 100, während sich nur zwei Eierstöcke finden.

Auch unter den Molguliden sind nicht immer Hoden und Ovarien zu Zwitterdrüsen eng verbunden, sondern zuweilen liegen beide zwar ziemlich nahe aneinander gerückt, behalten aber ihre volle Selbstständigkeit, so dass sie sich bei aufmerksamer Präparation voneinander trennen lassen.

In diesem Falle ist mitunter die Zahl der Hoden ganz erheblich viel grösser als die der Ovarien. Bei *Gamaster dakarensis* liegt rechts ein umfangreicher schlauchförmiger Eierstock, und vor ihm finden sich zehn verzweigte, um einen Mittelpunct radiär gestellte Hodenschläuche, die alle selbstständig am inneren Ende durch je einen kurzen Samenleiter in den Peribranchialraum münden. Pizon giebt freilich ausdrücklich an, dass bei *Gamaster* stets 12 Hodenschläuche vorhanden seien, von denen allerdings zwei Paare zu je einem gemeinsamen Vas deferens sich vereinigen. Dieser Gegensatz beweist, dass die Bestimmung der Anzahl der Hoden ebenso unsicher sein kann, wie wir es oben (p. 654) für die Ovarien gefunden

Fig. 145.

Geschlechtsapparat von *Gamaster dakarensis*. (Nach Pizon.) $^{14}/_{1}$.
h = Hodenschläuche; *h*, = die beiden Schläuche, die angeblich aus Verschmelzung von je zwei gesonderten entstanden sind; *ov* = Ovarium, nur theilweise gezeichnet.
Die Zeichnung ist so orientirt, dass das Vorderende des Organs nach rechts gekehrt erscheint.

haben, obwohl meines Erachtens die Zahl der selbstständigen Ausführungsgänge von wesentlicher Bedeutung ist, wenigstens insofern, dass man niemals mehr selbstständige Hoden zählen darf, als Vasa deferentia vorhanden sind. Es giebt Hoden, die aus einer grösseren oder geringeren Anzahl ziemlich scharf abgegrenzter Gruppen bestehen, aus Follikelgruppen, die gewiss noch schärfer gesondert erscheinen, als die beiden Theile eines Hodens bei *Gamaster*, die Pizon als zwei selbstständige Drüsen auffasst, und doch werden diese Hoden (vgl. z. B. Fig. 15 u. 18, Taf. XXVI) allgemein nur als ein Zeugungsorgan und nicht als mehrere betrachtet, weil ein einheitliches Canalsystem und ein Samenleiter sie verbindet. Bei *Gamaster* werden die zahlreicheren Hoden und das Ovarium zumeist unter der Bezeichnung einer Zwittergonade zusammen-

gefasst, und da bei fast allen anderen Molguliden die männlichen und weiblichen Drüsen so dicht und eng nebeneinander liegen und überdies durch Bindegewebe miteinander fester verbunden sind, dass sie ein wahres Zwitterorgan bilden, lässt sich aus vergleichend anatomischen Gründen gegen diese Betrachtungsweise kaum ernstlich Widerspruch erheben. Auch bei *Ctenicella tumulus*, bei der die Drüsen auf beiden Seiten des Thieres und nicht nur rechts, wie bei *Gamaster*, auftreten, sind nach Pizon die Lagebeziehungen der Hoden und Ovarien ganz ähnliche, nur scheinen die Organe noch etwas näher aneinander gerückt zu sein, so dass sie, vielleicht mit mehr Recht als bei *Gamaster*, als eine Zwittergonade bezeichnet werden konnten. Bei *Ctenicella* vereinigen sich aber alle radiär gestellten Hodenschläuche zu einem kurzen, gemeinsamen centralen Vas deferens, und man kann daher nur einen Hoden jederseits zählen.

Zumeist aber liegen bei den Molguliden, wie oben erwähnt wurde, Hoden und Ovarien eng verbunden nebeneinander, und während der Eierstock einfach und ungetheilt bleibt, können neben ihm zahlreiche selbstständige Hoden, jeder mit einem eigenen Vas deferens, auftreten. Doch ist es dann nicht immer ohne Weiteres klar, wieviel Hoden eigentlich zu zählen sind, wenn man die Anzahl der Samenleiter nicht als das einzige den Ausschlag gebende Merkmal gelten lassen will. Bei *Ctenicella rugosa* und *Ct. Lebruni* zählt Pizon (1898) jederseits nur einen Hoden, obwohl bei der ersteren Art zwei, bei der letzteren sogar drei gesonderte Samenleiter neben dem Oviduct verlaufen und auf eigenen Papillen in den Peribranchialraum sich öffnen, und ebenso beurtheilt Roule (1885) die Verhältnisse bei *Eugyriopsis Lacazei* (Fig. 17, Taf. XXVI), bei welcher die dem einzigen links gelegenen Ovarium dicht angeschmiegten Hodenmassen durch drei oder vier kurze, voneinander und vom Oviduct verhältnissmässig weit entfernte Samenleiter mit dem Peribranchialraum verbunden werden. Die Annahme, dass in diesen Fällen nur ein Hoden vorhanden sei, der mehrere Vasa deferentia zur Entwickelung gebracht hat, scheint in Rücksicht darauf, dass bestimmte zu den verschiedenen Samenleitern gehörende Regionen im Drüsentheil des Hodens sich nicht nachweisen lassen, sondern dass dieser ganz einheitlich erscheint, gewiss in hohem Masse gerechtfertigt. Ganz ähnlich verhalten sich *Molgula siphonalis* und *M. ampulloides*, deren Hoden den Ovarien dicht aufliegen und jederseits als eine zusammenhängende, ungetheilte Masse mit zwei oder drei, zuweilen mit noch zahlreicheren Samenleitern in die Peribranchialräume münden. Allerdings hat in Bezug auf *M. ampulloides* Heller (1877) dieser übereinstimmenden Darstellung Van Beneden's (1847) und Lacaze-Duthiers' (1877) widersprochen, denn er behauptet, dass jederseits nur ein neben dem Oviduct verlaufendes Vas deferens vorhanden sei, und dass die von den früheren Autoren für mehrere selbstständige Samenleiter angesehenen Gebilde lediglich „einfache Gefässstränge sind, welche von der Geschlechtsdrüse nach innen zur Kieme verlaufen". Es erklärt sich aber dieser Gegensatz daraus, dass Heller's

„*Gymnocystis ampulloides*“ mit Van Beneden's Form nicht identisch ist, und es hat daher bereits Drasche (1884) jene in *Molgula Helleri* umgetauft.

Bei mehreren *Molgula*-Formen ist die Auflösung der Hodenmassen auf jeder Seite noch weiter vorgeschritten als bei *Molgula ampulloides*, und es liegen dann zahlreiche gesonderte, mit je einem Samenleiter versehene Hoden am und um den Eierstock. Zur Zeit der Geschlechtsreife wachsen und vermehren sich die Follikel und legen sich dann immer dichter aneinander, so dass die einzelnen Hoden nicht mehr scharf voneinander gesondert sind, und es mag dann auch in der That stellenweise zu einer vollkommenen Verwachsung und zur Vereinigung von zwei oder mehreren Hoden einer Seite kommen. Bei *Molgula roscovita* und *M. oculata* (Fig. 14, Taf. XXVI) beträgt die Zahl der selbstständigen Hoden jederseits oft ein Dutzend und sogar noch etwas mehr, aber sie schwankt rechts und links in ein und demselben Thier und auch bei verschiedenen Individuen einer Art. Bei *M. simplex* scheinen die Hoden viel weniger zahlreich, aber auch nur so wenig scharf voneinander getrennt zu sein, dass die Zeichnungen Lacaze-Duthiers' eine fast einheitliche Hodenmasse erkennen lassen, aus der sich zwei oder drei Samenleiter erheben.

Auch bei *Styelopsis grossularia* unter den Styelinen zeigt die einzige Zwitterdrüse, die auf der rechten Körperseite ventral gelegen ist, einen ähnlichen Bau wie bei diesen Molguliden, d. h. neben dem Ovarium zahlzeiche Hoden. Die Zahl der Hodenbläschen, die vorwiegend an den beiden Seiten des bandförmigen Ovariums gelagert sind, variirt bei den verschiedenen Thieren sehr bedeutend: bei grossen, zu Aggregationen verbundenen Thieren finden sich bis zu 100 und mehr, ungefähr 50 jederseits; bei den kleineren, solitären nur etwa 80, 35—40 auf jeder Seite. An jedes Hodenbläschen schliesst sich ein verhältnissmässig langer Ausführungscanal, und je etwa 6—12 dieser münden durch einen gemeinsamen Porus in den Peribranchialraum. Im Ganzen zählt man bei den verschiedenen Individuen circa 15 oder auch nur 8—12 männliche Geschlechtsöffnungen, die alle in einer über der Mitte des Ovarialschlauchs verlaufenden Linie angeordnet sind (Textfig. 141, p. 658). Da die verschiedenen Hodenbläschengruppen, die an den verschiedenen Poren münden, untereinander keinerlei Verbindungen besitzen, müsste man mindestens soviel gesonderte Hoden zählen, als Geschlechtsöffnungen vorhanden sind, also 8—15. Nur ganz ausnahmsweise beobachtet man, dass zwei Geschlechtsöffnungen durch einen kurzen Längscanal miteinander verbunden sind, dass also dann zwei ursprünglich getrennte Hoden sich zu einem vereinigen. Stellt man sich vor, dass ein vollständiger Längscanal über die Mitte des ganzen Ovarialschlauchs hinwegzöge und alle männlichen Geschlechtsöffnungen in sich aufnähme, so wäre mit einem einheitlichen Vas deferens für alle die zahlreichen Hodenbläschen eine solche Form der Zwitterdrüse gewonnen, wie sie bei *Cynthia* und ver-

wandten Gattungen vorkommt. Es mag aber dahingestellt bleiben, ob der männliche Geschlechtsapparat der *Styelopsis* in der That aus einer derartigen Auflösung einer ursprünglichen cynthienähnlichen Zwitterdrüse entstanden ist, oder nicht.

4. Die Bruträume und der Brutsack.

Bei den Synascidien und einer ganzen Anzahl Monascidien gelangen die Eier unmittelbar nach ihrer Befruchtung nicht nach aussen, sondern bleiben im Mutterthier zurück, um hier die Entwickelung bis zur freischwimmenden Larve zu durchlaufen. Es ist schon oben (p. 629) erwähnt worden, dass bei den Didemniden und Diplosomiden, denen ein Oviduct fehlt, die reifen Eier in die Leibeshöhle fallen und von da nach Durchsetzung der Leibeswand in den gemeinsamen Cellulosemantel gelangen, um in diesem zu Larven sich zu entwickeln. Wahrscheinlich dürften dabei die Eier, wie schon Della Valle (1882) beobachtete, zunächst in eine bruchsackartige Ausstülpung des Ektodermepithels hineingelangen, die später zu einer gestielten Blase wird und sich entweder abschnürt, oder einreisst. Besondere Vorrichtungen und neue Gebilde, die etwa dem Embryo den Aufenthalt im Mutterthier oder im Stock ermöglichten, treten aber hier nicht auf.

Das Gleiche ist auch bei den meisten anderen Ascidien der Fall, bei denen die Eier durch einen Oviduct in die Cloake oder in die Peribranchialräume gleiten, um, geschützt in diesen, zu Larven sich auszubilden. Der Raum, in welchem die Entwickelung vor sich geht, wird als Brutraum bezeichnet, doch ist dieser zumeist keine Neubildung, die nur deshalb auftritt, um die Embryonen in der Ascidie festzuhalten, sondern er stellt lediglich einen durchaus unverändert gebliebenen Abschnitt des Peribranchial- oder Cloakenraums dar.*) Bei besonders reicher Eiproduction und Fertilität können diese Höhlungen zum grossen Theil von Embryonen und Larven erfüllt sein. Meist aber trifft man diese vorherrschend entweder in der Cloake (*Distoma crystallinum*, vgl. Textfig. im XVI. Kapitel), oder in einer oder in beiden Peribranchialhöhlen an (*Clavelina* Fig. 1, Taf. VIII). Es erscheint selbstverständlich, dass diese Räume sich dann, wenn die Embryonenzahl besonders gross ist, mehr oder minder weit ausdehnen und erweitern müssen. Ist der Kiemendarm weit und gross, so wird seine Wand durch die heranwachsenden Embryonen sehr häufig ganz beträchtlich tief eingefaltet, weil sie nur einen erheblich geringeren Widerstand darbietet, als die Leibeswand. Es kann aber auch diese an den Stellen, wo die Embryonen liegen, mehr oder

*) Es ist wohl ein Irrthum, wenn Gottschaldt (1894) angiebt, dass bei *Polyclinopsis Haeckeli* die reifen Eier, die am oberen Ende des Postabdomens sich angesammelt haben, in den Kiemendarm eindringen und diesen als Brutraum benutzen, wenngleich die Möglichkeit vorhanden ist, dass bei Erweiterung der Kiemenspalten ein Durchtritt durch die Kiemenwand erfolgen könnte.

minder weit nach aussen vorgebuchtet werden, und dann entwickeln sich oft besondere Brutsäcke.

Peribranchialräume und Cloakenhöhle sind, wie oben (p. 495) ausgeführt wurde, von Trabekeln durchsetzt, und zuweilen sind diese gerade in den Abschnitten, in denen die Embryonen sich finden, besonders zahlreich und kräftig (*Styelopsis*); das sind aber dann auch die einzigen Eigenthümlichkeiten, die den sogenannten Brutraum auszeichnen. Durch die Trabekel werden die an und zwischen ihnen liegenden Embryonen gegen den Druck geschützt, der von der Leibeswand und der Kiemenwand auf sie ausgeübt werden müsste, wenn bei starken Contractionen des Thieres das Volumen der Peribranchialräume sich verringert. In diesem Brutraum schlüpfen die freischwimmenden Larven aus, und gelegentlich treten sie sogar hier, ohne das Mutterthier zu verlassen, in die Metamorphose ein, indem sie sich an den Trabekeln oder der Kiemenwand festsetzen.

Soweit ich sehe, sind die Bruträume, die bei einer Anzahl Monascidien bekannt geworden sind, durchweg nur solche fast unveränderte oder etwas stärker erweiterte Abschnitte der Atrialräume. Hartmeyer (1899) ist ganz im Recht, wenn er annimmt, dass Bruträume unter den arktischen Monascidien viel verbreiteter vorkommen dürften, als es bis dahin bekannt geworden war. Seither hat Michaelsen (1900) Brutpflege bei einigen antarktischen Formen (*Styela Paessleri*, *Molgula pyriformis*) beschrieben, und auch einige *Molgula nana* von der skandinavischen Küste, die ich der Freundlichkeit Herrn Dr. Appelöf's verdanke, waren mit zahlreichen Embryonen und Larven erfüllt.

Bei diesen Monascidien und bei *Ctenicella* (*Lithonephria*) *eugyranda* (Giard 1881) liegen die Embryonen in den Peribranchialräumen, und ebenso finden sie sich bei *Stolonica aggregata* im hinteren ventralen Theil des rechten Peribranchialraums, wo die Ovarien münden. Ganz ähnlich verhält sich *Styelopsis grossularia*, deren Eileiter hinter dem Bereich des Kiemendarms in den rechten Peribranchialraum sich öffnet (vgl. Textfigur 119, p. 491). Da hier das Hinterwandseptum beide Peribranchialhöhlungen noch trennt, erscheint also die rechte zum Brutraum, „cavité incubatrice" der französischen Autoren, erweitert. Nicht anders kann es meines Erachtens bei *Heterocarpa* (*Polycarpa*) *glomerata* sein, bei der allerdings die letzten Autoren Lacaze-Duthiers und Delage keine Brutpflege beobachtet zu haben scheinen, während Heller „am hinteren Ende des Peribranchialraumes einen erweiterten Brutbehälter, in welchem sich Eier in verschiedenen Stadien der Entwickelung, sowie auch bereits ausgeschlüpfte, geschwänzte Larven vorfinden", beschreibt.

Bei den drei Arten der Gattung *Dendrodoa* fand Hartmeyer (1899) sehr verschiedene Verhältnisse. *D. Kükenthali* liess weder einen Brutsack, noch Eier und Embryonen im Peribranchialraum erkennen; *D. glandaria* zeigte den ganzen Peribranchialraum mit geschwänzten Larven angefüllt, während *D. lincata* constant mit einem länglichen, nierenförmigen

„Brutsack" versehen war. Ueber den Bau dieses letzteren giebt die Beschreibung Hartmeyer's keinen genügenden Aufschluss; es scheint aber, dass der Autor in ihm nicht nur eine Erweiterung des Peribranchialraums, sondern ein besonderes Organ erkannt zu haben glaubt, das „theils unterhalb der Basis des Kiemensackes, theils der rechten Seite desselben angelagert im Peribranchialraum" liegt und „mit seinem hinteren Ende unmittelbar an die Oeffnung des basalen Gonadenastes" grenzt. Im Brutsack fanden sich nur Eier und Embryonen, aber keine geschwänzten Larven. Hartmeyer ist der Ansicht, dass der Brutsack der *Dendrodoa* nur ein temporäres Gebilde sei, „dessen Entstehung von dem Vorhandensein befruchteter Eier abhängig ist. Die Eier entwickeln sich in demselben bis zur ausgebildeten, geschwänzten Larvenform. Letztere sprengt dann durch active Bewegung die Umhüllung und verbleibt noch geraume Zeit im Peribranchialraum des Mutterthieres, um sich dann unmittelbar nach Verlassen des letzteren festzusetzen. Der Brutsack fällt während dieser Zeit einem Resorptionsprocess anheim". Ueber den Ursprung und die Bedeutung der „Umhüllung", die den Brutsack umgrenzt und gegen den Peribranchialraum zu abgrenzen soll, hat sich unser Autor nicht ausgesprochen, und ich vermag nicht zu erkennen, in welcher Weise sie sich bilden könnte. Dass hier in einer ähnlichen Weise, wie es bei manchen Synascidien der Fall sein soll, der Endabschnitt des Oviducts sich sackartig erweitert und einen Brutsack bildet, scheint mir in allerhöchstem Masse unwahrscheinlich zu sein. Vielmehr möchte ich glauben, dass die Verhältnisse bei *Dendrodoa* so liegen wie bei *Styelopsis*, d. h., dass der sogenannte Brutsack lediglich der hinterste erweiterte Theil des rechten Peribranchialraumes ist, der durch das Hinterwandseptum vom linken geschieden erscheint. Ob er von dem vorderen Abschnitt der Peribranchialhöhle vielleicht durch stärkere Trabekel oder ein Secundärseptum schärfer, als es sonst der Fall ist, abgegrenzt ist, vermag ich nicht zu entscheiden, obwohl ich kaum annehmen möchte, dass nur bei dieser Gattung eine vollständige horizontale Scheidewand im hinteren rechten Peribranchialraum auftritt, die einen allseitig gänzlich abgeschlossenen Brutraum schafft. Wahrscheinlich werden auch hier, wie sonst überall, die Larven dadurch ihren Weg in die Cloake nehmen, dass sie zwischen den vielleicht nur dichter stehenden Trabekeln hindurch nach vorn wandern. Ich glaube also, dass der „Brutsack" allseitig vom Peribranchialepithel selbst direct umgrenzt wird, und es mag vielleicht sein, dass dieses im Bereiche dieser Region etwas anders als an den übrigen Stellen differenzirt sein möchte. Vielleicht erscheint auch dieser hintere Abschnitt des Peribranchialraumes bei einigen Ascidien deshalb verschieden und schärfer abgegrenzt, weil das umgebende Mesenchym und die Muskulatur der Leibeswand hier ihr Aussehen verändern.

Bei den meisten Synascidien erfolgt die Entwickelung der Eier im Peribranchialraum oder in der Cloakenhöhle; entweder functioniren diese, ohne sich wesentlich zu verändern, als Bruträume, oder es

treten besondere Brutsäcke auf. In weitaus den meisten Fällen ist das erstere zu beobachten (die meisten Polycliniden, Claveliniden, Perophoriden, Botrylliden, Polystyeliden), und man bemerkt zunächst die Eier, wenn erst wenige ausgetreten sind, nur in der Nachbarschaft der Eileitermündung, wenn aber sehr zahlreiche Embryonen vorhanden sind, so schieben sie sich immer weiter in die Cloake und Peribranchialräume vor, um diese in seltenen Fällen fast ganz zu erfüllen oder auch stellenweise auszuweiten. Solche Erweiterungen sind im einfachsten Fall nur ganz vorübergehender Natur; sie bilden sich nur dann, wenn hier Embryonen vorhanden sind, und passen sich in der Form diesen ganz an, d. h. sie nehmen mit dem Wachsthum der Embryonen an Umfang zu. Sind nur wenige Embryonen vorhanden, so lässt sich oft deutlich erkennen, wie diese im Cloakenraum in einer ganz bestimmten Weise angeordnet sind, der Art, dass zu unterst die jüngsten, weiter vorn die ältesten Stadien liegen. Bei *Fragaroides aurantiacum* findet man zuweilen nur einen oder zwei, zumeist drei oder auch vier Embryonen gleichzeitig im rechten Cloakentheil. Die Embryonen sind in einer Längsreihe angeordnet, und jeder hat eine besondere Erweiterung des Cloakenraumes hervorgerufen. Diese Anordnung in einer Altersreihe würde nichts Auffallendes bieten, wenn, wie es ja in der That auch bei manchen Ascidien vorkommt, der Oviduct sich am hintersten Cloakenende, da, wo der jüngste Embryo liegt, öffnete. Allein bei *Fragaroides* sieht man den Canal, dem Rectum angeschmiegt, bis viel weiter nach vorn reichen, etwa bis über die Mitte des Cloakenraumes hinaus, während der jüngste Embryo im hintersten Cloakenabschnitt liegt. Wie aber oben (p. 642) schon bemerkt wurde, soll nach Maurice die Oviductöffnung einen langen Schlitz bilden, der vom Vorderende des Eileiters bis zum Grunde der Cloakenhöhle reicht, so dass hier immer noch Eier austreten und befruchtet werden können, auch wenn weiter vorn bereits ältere Embryonen vorhanden sind.

Etwas höher differenzirt erweisen sich die Brutapparate bei manchen anderen Polycliniden, und in der vollendetsten Ausbildung treten sie bei Distomiden auf. Doch oft verhalten sich nicht alle Species einer Gattung in dieser Beziehung gleichartig, sondern die einen bewahren ihre Atrialräume stets unverändert, auch wenn sie mit Embryonen und Larven erfüllt sind, die anderen entwickeln einfache oder complicirtere Brutsäcke. Dieses Vorkommen beweist, dass diese letzteren mehrmals selbstständig in verschiedenen Gruppen phylogenetisch entstanden sind. So besitzt z. B. *Amaroucium simplex* noch keinen besonders differenzirten Brutraum, sondern Eier und Embryonen liegen im unveränderten Peribranchialraum (Sluiter, 1898). Bei *A. roseum* liegen sie im dorsalen, als Bruthöhle functionirenden Abschnitt des Cloakenraumes hintereinander, und dieser erscheint bereits durch eine in frontaler Richtung, also parallel zur Rückenseite, verlaufende Falte unvollkommen von dem ventralen, die Fäces enthaltenden abgegrenzt. Salensky (1892) hat diese Falte vielleicht nicht sehr passend als Placentafalte bezeichnet; sie verläuft nicht conti-

nuirlich und ganz gerade, sondern legt sich um jeden einzelnen Embryo ringförmig herum, erfährt also Unterbrechungen. Ganz ähnlich verhalten sich nach Salensky auch *Fragarium areolatum* und *Circinalium concrescens*, während bei *Amaroucium fuscum* nach Drasche (1883) besondere Brutsäcke ausgestülpt werden, die bei verschiedenen Individuen eine wechselnde Länge besitzen und, wie bei vielen Distomiden, mit zahlreichen Embryonen erfüllt sind. Meines Erachtens stellen uns die von Salensky beschriebenen Formen der Bruthöhlen durchaus nicht ganz eigenartige und den anderen Synascidien fremde Verhältnisse dar, sondern es handelt sich bei ihnen lediglich um schärfer differenzirte, durch besondere Falten des Cloakenepithels deutlicher abgegrenzte Ausbuchtungen des Atrialraums. Auch in der Gattung *Polyclinum* erscheinen die Bruträume auf verschiedenen Stadien der Ausbildung, oder sie fehlen auch noch gänzlich.

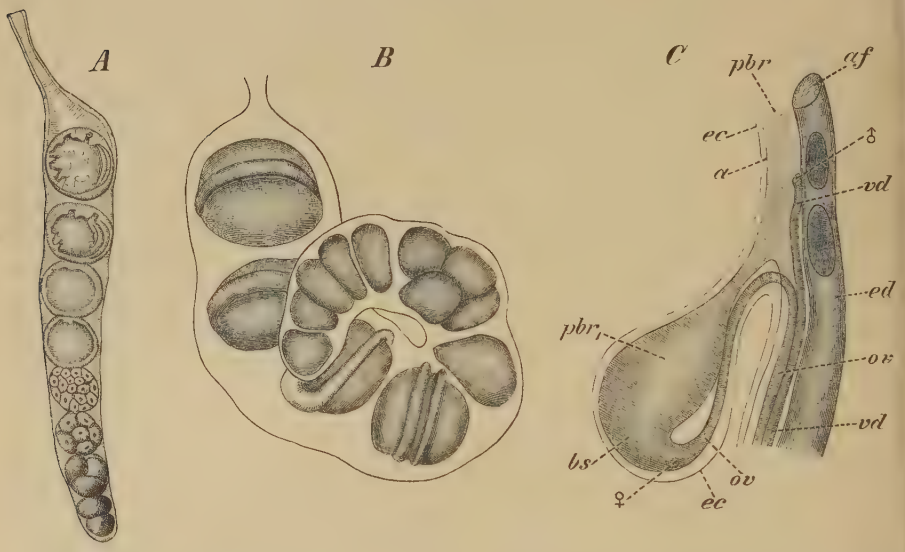
Bei manchen Polycliniden (*Amaroucium fuscum*) und Claveliniden (*Ecteinascidia diligens* Sluiter, *Podoclavella meridionalis* Herd.) und vor allem in der Familie der Distomiden (*Colella*, *Distaplia*, *Julinia*) entwickeln sich aus den seichten Ausbuchtungen des Peribranchial- und Cloakenraums umfangreiche Brutsäcke, die mit Eiern und Embryonen erfüllt sind und nur durch eine kleine Oeffnung mit der Atrialhöhle im Zusammenhang stehen. Offenbar haben diese Brutsäcke, wie oben schon bemerkt worden ist, erst innerhalb der verschiedenen Gattungen ihre Ausbildung erlangt. So sind sie meines Wissens nur bei den oben genannten *Ecteinascidia* und *Podoclavella* als umfangreiche Bildungen beschrieben worden, während sie anderen Arten dieser Gattungen noch fehlen. Ebenso wird ausdrücklich betont, dass manche *Colella* (z. B. *C. Kükenthali* nach Gottschaldt) keine Bruttaschen besitzen, obwohl sie bei den meisten anderen sehr gross werden und über ein Dutzend Embryonen führen, und dass sie bei manchen *Distaplia* nur sehr wenig umfangreich sind und nur zwei, höchstens drei Embryonen enthalten (*D. occidentalis* Ritter), während sie bei anderen vier oder vielleicht auch fünf (*D. lubrica* Drasche) oder auch acht und vielleicht noch mehr (*D. magnilarva*) Embryonen einschliessen.

Allerdings darf nicht verschwiegen werden, dass die wahren Brutsäcke in der Regel sich nur in voll geschlechtsreifen Thieren ausbilden und daher sicher bei zahlreichen Arten vorhanden sein dürften, bei denen sie bisher nicht aufgefunden worden sind, weil nur jugendlichere Stöcke untersucht werden konnten. Andererseits sind aber doch auch voll geschlechtsreife Distomiden beobachtet worden, die bestimmt keine echten Brutsäcke entwickeln, weil Embryonen aller Stadien und Larven frei in den Peribranchialräumen und in der Cloake lagen, und zwar entweder ohne diese Höhlungen irgendwie merklich zu verändern (*Distoma crystallinum*), oder indem sie in diesen grössere oder kleinere Erweiterungen hervorriefen (*Distoma circumvallatum* Sluiter, *D. mucosum* Drasche).

Die wahren Brutsäcke erweisen sich als zumeist umfangreiche, am

vorderen Ende in der Regel durch einen verjüngten Stielabschnitt mit dem Ascidienkörper zusammenhängende schlauch- oder sackförmige Ausstülpungen der gesammten Leibeswand in die Masse des gemeinsamen Cellulosemantels hinein. Bei der socialen *Ecteinascidia diligens* fehlt ein solcher, allen Individuen des Stockes gemeinsamer Mantel, und daher ragt der Brutsack als ein mächtiger Fortsatz, der auch von einer Cellulosemantelschicht überdeckt ist, weit über die Oberfläche des Thieres

Fig. 146.



A Brutsack von *Distaplia magnilarva* (nach Della Valle), circa $^{15}/_{1}$; *B* von *Colella pedunculata* (nach Herdman), $^{33}/_{1}$; *C* schematische Darstellung des Baus eines jungen Brutsackes von *Distaplia*.

a = Aussenwand des rechten Peribranchialraums; *af* = After; *bs* = Brutsack; *ec* = ektodermales Hautepithel; *ed* = Enddarm; *ov* = Oviduct; *pbr* = rechter Peribranchialraum; *pbr,* = seine Ausstülpung zum Brutsack; *vd* = Vas deferens; ♂ = seine Oeffnung in die Cloake; ♀ = Oeffnung des Eileiters in die Brutsackausstülpung des rechten Peribranchialraums.

frei empor. Stets inserirt sich der Brutsack an der Dorsalseite entweder ganz im Bereiche der Cloake, oder, wie es bei *Distaplia* der Fall ist, etwas weiter hinten, wo noch die beiden Peribranchialräume durch das Dorsalseptum und den Enddarm getrennt sind. Ist er klein, so erscheint er zumeist birnförmig mit kolbigem Blindende und auf jüngeren Stadien zeigen auch die grossen Brutsäcke häufig eine ähnliche Form (Textfig. 146 *C*). Die grossen Säcke mancher *Distaplia* und *Colella* und der *Ecteinascidia* erreichen eine Länge, die die des ganzen Thieres selbst erheblich übertreffen kann, und dann bleiben sie nicht immer ganz gerade gestreckte Schläuche, sondern rollen sich mit dem verjüngten Blindende spiralig ein (Textfig. 146 *A* und *B*). Gerade umgekehrt, als auf den

Jugendstadien, erscheinen nämlich die grossen voll entwickelten Brutsäcke zumeist am Hinterende wieder verjüngt, wenn auch gewöhnlich nicht so stark wie am stielförmigen Vorderabschnitt. Bei der genannten *Ecteinascidia* ist das aber nicht der Fall, und das Hinterende ist hier sehr ansehnlich gross, wie auch vorn der enge Stieltheil fehlt, weil der Brutsack mit weiter Oeffnung sich den Atrialräumen verbindet. Uebrigens erstreckt sich der Brutsack bei dieser Ascidie, nach der Abbildung von Sluiter (1900) zu urtheilen, nicht nach hinten zu, sondern er verläuft fast horizontal, senkrecht zur Längsaxe und zum Endostyl, nimmt aber, wie überall, hinten dorsal seinen Ursprung.

Die Verjüngung des Hinterendes steht im Zusammenhang mit der oben schon angedeuteten Anordnung der Embryonen in einer bestimmten Altersreihe, so dass die jüngsten und kleinsten hinten, die grössten vorn liegen. Bei *Ecteinascidia* ist eine derartige Gruppirung nicht beobachtet worden, und in dem ausserordentlich umfangreichen Brutsack liegen, sowie auch in den Atrialräumen, die Embryonen regellos durcheinander. Jene regelmässige, dem Alter der Embryonen entsprechende Lagerung hat dem Verständniss lange Zeit Schwierigkeit bereitet, denn es liess sich nicht verstehen, wie gerade die jüngsten Embryonen, die doch aus den Eiern stammen müssen, die zuletzt den Eileiter verlassen haben, an das hintere Blindende gelangen können. Entweder, so nahm man an, wandern diese jüngsten Eier zwischen den in Entwickelung begriffenen Embryonen hindurch, um erst dann, wenn sie am Hinterende des Brutsackes angelangt sind, mit der Furchung zu beginnen, oder es enthält schon der jugendliche Brutraum von Anfang an eine bestimmte Zahl Eier, die erst nachträglich nach und nach befruchtet werden und zwar zuerst die vordersten, später erst die hintersten. Durch die Beobachtungen liess sich aber keine dieser Annahmen in einer einwandfreien Weise thatsächlich begründen. Erst die Untersuchungen von Bancroft (1899) haben den wahren Sachverhalt bei *Distaplia* aufgeklärt.

Da der Brutsack überall zunächst als eine hernienartige Ausstülpung der Leibeswand entsteht, ist er aussen und innen von je einem besonderen Epithel begrenzt: aussen vom ektodermalen Hautepithel, innen vom äusseren Cloaken- oder Peribranchialepithel.

Bei *Distaplia occidentalis*, und wahrscheinlich werden sich viele andere Arten ebenso verhalten, entspringt die innere Schicht des Brutsackes aus der Aussenwand des rechten Peribranchialraums, da an der Ursprungsstelle des Brutraums die mediane Cloakenvereinigung der beiden Peribranchialhöhlen noch nicht erfolgt ist. Zwischen den beiden Epithelien der Leibeswand liegt stets Mesenchymgewebe, und dieses wuchert mit in die Brutsackausstülpung hinein. Zumeist ist allerdings dieses Bindegewebe nur in äusserst spärlicher Menge vorhanden, und es kann im Brutsack bis auf wenige Zellen, ja vielleicht auch gänzlich schwinden. Andererseits aber erscheint es auch in seltenen Fällen verhältnissmässig stark entwickelt und bildet eine dickere Mittelschicht, die nicht nur

Bindegewebe, sondern gelegentlich auch Muskulatur führt. So erwähnt z. B. Sluiter (1895), dass die grössten Bruttaschen der *Podoclavella meridionalis* kräftige Ringmuskeln besässen.

Die Brutsäcke der Claveliniden dürften lediglich als Ausstülpungen der Atrialräume sich bilden und daher nur aus diesen eben erwähnten Theilen bestehen. Bei *Distaplia* und wohl auch bei *Colella* tritt als ein weiterer Antheil das Endstück des Eileiters hinzu, das in die bruchsackartige Ausstülpung des Ektoderms hineinwächst und erst am entgegengesetzten blinden Ende sich in die Peribranchialausstülpung öffnet (Textfigur 146 *C*). Diese letztere nimmt also nach und nach an ihrem Hinterende die reifen Eier auf, und die sich entwickelnden Embryonen schieben sich in ihr allmählich nach vorn zu vor, während am Hintertheile nur jüngere Stadien und Eier vorhanden sein können. So erklärt sich die Anordnung der Embryonen in einer bestimmten Altersreihe.

Es scheint, dass da, wo solche echte Brutsäcke auftreten, die Embryonen und Larven überhaupt nicht mehr in die Cloakenhöhlen der Einzelthiere hineingelangen, wenigstens nicht nothwendiger Weise dorthin gelangen müssen. Denn bei *Distaplia occidentalis* hat Bancroft eine völlige Abschnürung der Säcke von dem übrigen Körper beobachtet und festgestellt, dass, bei gleichzeitig eintretender Rückbildung der Zooide des Stockes, die Brutsäcke im gemeinsamen Cellulosemantel sich nach der Oberfläche zu verschieben, füglich in die gemeinsamen Cloakenhöhlen der Systeme oder der ganzen Colonie sich öffnen, so dass die Larven von hier aus ins Freie gelangen können. Schon Herdman hatte betont, dass die vordere Oeffnung der Brutsäcke in das Atrium so klein sei, dass die Larven hier nicht hindurch könnten, falls keine spätere Erweiterung einträte.

Kaum jemals ist an jedem Thiere des Stockes eine Bruttasche entwickelt, und da häufig die Geschlechtsreife nur zu einer ganz bestimmten Jahreszeit und dann bei allen erwachsenen Thieren eines Stockes ziemlich gleichzeitig eintritt, so möchte vielleicht der Schluss nicht ungerechtfertigt erscheinen, dass viele Zooide überhaupt keine Brutapparate zur Ausbildung gelangen lassen. Ueber die Ursachen dieser Erscheinung hier Vermuthungen zu äussern, möchte ich mich enthalten.

Im Gegensatz zu diesem Fehlen von Brutsäcken bei manchen Individuen steht die Thatsache, dass zuweilen mehrere Säcke von einem Thiere ausgebildet werden. Das scheint, wenigstens nach den Angaben von Sluiter (1895), bei *Podoclavella meridionalis* regelmässig der Fall zu sein. Hier soll sich die Leibeswand an verschiedenen Stellen zu grösseren oder kleineren Bruttaschen ausstülpen können, die 10—16 Embryonen und auch freischwimmende Larven enthalten. Die grössten, mit kräftigen Ringmuskeln versehenen Säcke liegen im Abdomen, nur wenige, und oft gar keine, treten am Thorax auf; alle finden sich fast ausschliesslich auf der rechten Seite des Thieres und werden schon in ganz jungen Individuen angelegt. Eine Betheiligung des Oviducts scheint

nach diesen Befunden Sluiter's so gut wie ausgeschlossen, und es kann sich nur um Aussackungen der Leibeswand handeln. —

Wohl in den meisten Fällen liegen die Embryonen frei in den Bruträumen, oder sie sind deren Wänden dicht angeschmiegt, vielleicht auch mit ihnen leicht verklebt, aber nicht organisch fest verbunden und innig verwachsen. Doch tritt auch das Letztere zuweilen ein, wie zuerst Salensky (1892) für *Fragarium areolatum*, *Circinalium concrescens* und *Amaroucium roseum* nachgewiesen hat, und dann bilden sich gewebliche Veränderungen an den Verwachsungsstellen aus, die sowohl das Ei und seinen Follikel als auch die äusseren Atrialwandungen betreffen können. Salensky hat diese veränderten Theile als Placentarbildungen bezeichnet und eine Placenta materna und eine fötale Placenta unterschieden. Die erstere wird durch einen verdickten Wulst dargestellt, der überall dort auftritt, wo das Ei der Wand des Brutraums aufsitzt. Die histologische Veränderung scheint lediglich darin zu bestehen, dass das flachere Epithel der Cloaken- oder Peribranchialhöhle vielleicht bei gleichzeitiger Wucherung des Bindegewebes sich verdickt, was auch lediglich als eine Folge des durch die Berührung mit dem Ei hervorgerufenen Reizes aufgefasst werden könnte. Die fötale Placenta wird durch den verdickten Theil des Eifollikels und die unmittelbar unter ihm liegenden Testazellen dargestellt, die im Bereiche der Festheftungsregion eine mehrschichtige Zellplatte bilden sollen. Ueberdies unterscheidet Salensky noch eine besondere Placentafalte (p. 682), die aber nichts Anderes ist, als die bei den verschiedenen Formen sehr verschieden gestaltete Falte des äusseren Cloakenepithels, die mehr oder minder unvollkommen den Brutraum abgrenzt. (Weitere Angaben folgen im dritten Abschnitt des XIV. Kapitels.)

Uebrigens treten kleinere oder grössere Falten des äusseren Peribranchialepithels auch bei den Botrylliden und vielleicht auch noch bei manchen anderen Formen auf, bei denen sie bisher noch nicht beobachtet worden sind. Im *Botryllus* umgiebt die Falte glockenförmig den der Leibeswand zugekehrten Theil des Embryos und trägt so in der That zu dessen Befestigung am Mutterthier bei (Fig. 12, Taf. XXVI), ohne dass aber an dieser Stelle eine bemerkenswerthe Veränderung der Gewebe eintreten möchte. Ob es daher zweckmässig ist, von einem besonderen Placentarorgan zu sprechen, dürfte mindestens fraglich sein.

5. Die systematische Bedeutung der Geschlechtsorgane.

Bereits an verschiedenen anderen Stellen dieses Kapitels habe ich darauf hinweisen müssen, dass der Bau der Geschlechtsorgane für die Beurtheilung der systematischen Stellung einer Species von weitgehender Bedeutung ist. Wenn ich hier diese Frage noch einmal im Zusammenhange erörtere, kann ich es nicht vermeiden, Thatsachen, die bereits in den früheren Abschnitten mitgetheilt wurden, zu wiederholen oder wenigstens nochmals anzudeuten. Es lässt sich nicht verkennen, dass

bei den neueren Versuchen, die Gattungen der einzelnen Familien in einer den stammesverwandtschaftlichen Beziehungen entsprechenden Weise abzugrenzen, die Genitalorgane mehr berücksichtigt werden als früher, ja zuweilen sind sie als das wichtigste Merkmal betrachtet worden, das die Aufstellung einer neuen Gattung und nicht nur einer Species rechtfertigt. Das gilt z. B. für manche Cynthideen und zwar besonders für gewisse Styelinen. Lacaze-Duthiers und Delage kamen zu dem Ergebniss, dass für die Diagnose der Cynthideen der Geschlechtsapparat von allen Organen weitaus die grösste Bedeutung besitze, denn seine Verschiedenheiten seien so charakteristisch, dass sie beim ersten Anblick eine Bestimmung nicht nur der Subfamilie und Gattung, sondern auch der Species gestatten. Wenigstens erwiesen sich die 14 von den französischen Forschern beschriebenen Arten in Bezug auf die Geschlechtsorgane so wesentlich verschieden, dass diese Eigenthümlichkeiten in die Speciesdiagnosen aufgenommen werden konnten.

Schon Heller (1877) hatte eine Auflösung der alten Savigny'schen Gruppe der Cynthiae Styelae (*Styela*) in die zwei Untergattungen *Polycarpa* und *Styela* vorgenommen, weil „bei den einen die Geschlechtsorgane zahlreiche, mehr oder weniger regelmässig angeordnete, rundliche oder längliche Säckchen im Peribranchialraum bilden, während bei anderen die Geschlechtsdrüsen in Form einfacher oder gelappter länglicher Schläuche erscheinen". Als ein weiteres unterscheidendes Merkmal der beiden Gattungen wurde noch das Verhalten des Darmcanals angeführt, der bei *Styela* eine enge Schlinge, bei *Polycarpa* eine weite, nach innen offene bilden sollte. Es ist aber bereits oben (p. 450) darauf hingewiesen worden, dass die beiden auf die Beschaffenheit der Geschlechtsorgane und des Darms sich gründenden Gattungsmerkmale nicht immer zusammentreffen, und manche Forscher (Sluiter) erkennen diese beiden Gattungen überhaupt nicht als scharf gesonderte natürliche Gruppen an. In der That sind auch die beiden Typen der Geschlechtsorgane keineswegs so scharf geschieden, wie Heller und Lacaze-Duthiers und Delage nach Untersuchung von einer Anzahl Mittelmeer- und atlantischer Formen angenommen haben, vielmehr erscheinen sie durch zahlreiche Zwischenformen miteinander verbunden, so dass bei vielen Styelinen Gonaden vorkommen, die bald mehr, bald weniger den typischen Polycarps der *Polycarpa* oder den langen Geschlechtsschläuchen der *Styela* ähnlich sind. Dazu kommt, dass auch die Zahl der Gonaden kein durchgreifendes, die beiden Gattungen scharf trennendes Merkmal darstellt, denn wie die oben (p. 651 u. fg.) angeführten Beispiele erweisen, lassen sich die verschiedenen Arten *Styela* und *Polycarpa* nach der Zahl der Gonaden in eine ganz continuirliche Reihe bringen, und es bleibt dem subjectiven Ermessen ein weiter Spielraum, wohin dann die Grenze zu verlegen sei, die die zahlreichen Polycarps der *Polycarpa* und die wenigen Gonaden der *Styela* scheidet. Uebrigens wird der Gonadenbau einiger als typisch geltenden *Styela* von den verschiedenen Forschern verschieden

Erklärung von Tafel XXVII.

Ascidien.

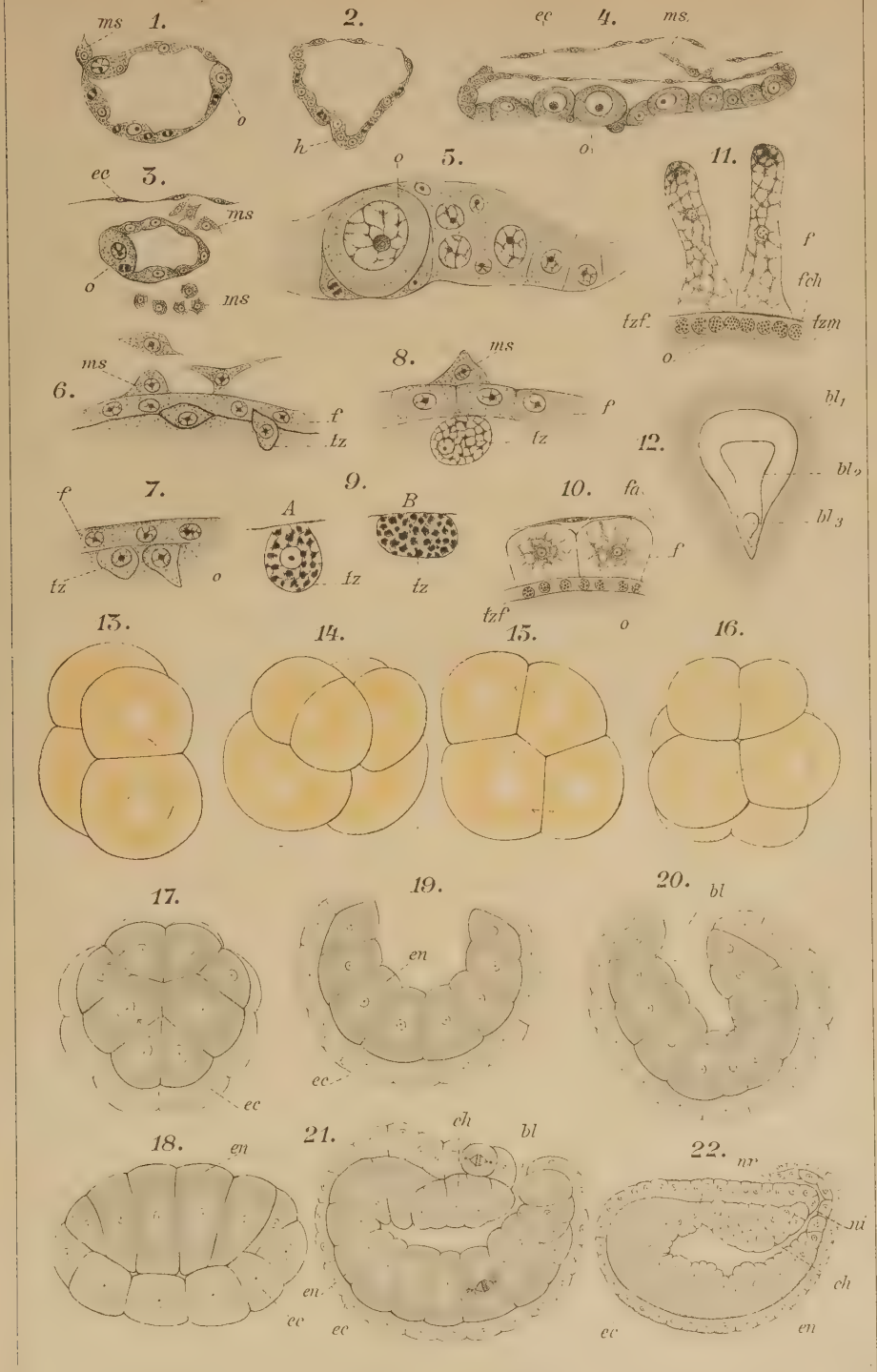
Fig.

1. u. 2. Zwei Querschnitte durch die Anlage der Zwitterdrüse einer jungen, 5 mm langen *Clavelina lepadiformis.* $\frac{396}{1}$.
3. Querschnitt durch ein jüngeres Stadium des Zwitterorgans einer 4 mm langen *Clavelina.* $\frac{396}{1}$.
4. Querschnitt durch das Ovarium einer jungen, durch Knospung entstandenen *Clavelina;* der Hoden ist bereits abgetrennt und stellt eine vielfach gelappte Drüse dar. $\frac{267}{1}$.
5. Stück aus dem Keimepithel einer geschlechtsreifen *Clavelina.* $\frac{1000}{1}$.
6. Querschnitt durch den peripheren Theil einer jungen Eizelle von *Clavelina.* Einwanderung der Testazellen. $\frac{1000}{1}$.
7. Schnitt durch ein etwas älteres Ei. $\frac{1000}{1}$.
8. Aus einem Schnitt durch ein *Clavelina*-Ei, das auf einem noch vorgerückteren Stadium der Entwickelung steht. $\frac{1000}{1}$.
9. *A* u. *B* Zwei Testazellen aus einem *Clavelina*-Ei, das sich zur Bildung der Richtungskörper anschickt. $\frac{1000}{1}$.
10. Schnitt durch die Follikelhüllen einer jungen Eizelle von *Ciona intestinalis.* $\frac{500}{1}$.
11. Schnitt durch die Follikelhüllen eines fast reifen *Ciona*-Eies aus dem Eileiter. $\frac{396}{1}$.
12. Gastrulastadium von *Clavelina lepadiformis.* Es sind die Conturen von drei aufeinander folgenden Stadien des allmählich sich schliessenden Blastoporus (bl_1, bl_2 u. bl_3) ein und desselben Embryos eingetragen worden. $\frac{175}{1}$.

Fig. 13—20 beziehen sich auf *Clavelina lepadiformis;* Fig. 21 u. 22 (nach Van Beneden und Julin) auf *Clavelina Rissoana.*

13. Vierzelliges Stadium. $\frac{110}{1}$.
14. Sechszelliges Stadium. $\frac{110}{1}$.
15. Achtzelliges Stadium in seitlicher Ansicht. $\frac{110}{1}$.
16. Achtzelliges Stadium, von der Ventralseite aus gesehen. $\frac{110}{1}$.
17. Sechzehnzelliges Stadium, von der Dorsalseite aus gesehen. $\frac{110}{1}$.
18. Gastrulastadium (Plakula) im optischen Querschnitt. $\frac{110}{1}$.
19. Vorgerückteres Gastrulastadium im optischen Querschnitt. $\frac{110}{1}$.
20. Dasselbe Stadium im optischen Medianschnitt, von rechts gesehen. $\frac{110}{1}$.
21. Optischer Medianschnitt durch einen älteren Embryo.
22. Optischer Medianschnitt durch einen noch älteren Embryo. Bildung des Nervenrohres im hinteren Körperabschnitt. (Schwächere Vergrösserung als in der vorhergehenden Figur.)

bl = Blastoporus; *fa* = äusseres plattes Follikelepithel; *fch* = Chorionmembran des Follikels; *ni* = Neurointestinalcanal; *tzf* = Follikel aus ursprünglichen Testazellen gebildet; *tzm* = Membran an der Basis des Testazellenfollikels.


1.
ms
o
2.
h
4.
ec
ms
o
3.
ec
ms
o
ms
5.
o
11.
f
fch
tzf
tzm
o
6.
ms
f
tz
8.
ms
f
tz
12.
bl1
bl2
bl3
7.
f
tz
o
9.
A
tz
B
tz
10.
fa
f
tzf
o
13.
14.
15.
16.
17.
ec
19.
en
ec
20.
bl
18.
en
en
ec
21.
ch
bl
ec
22.
nr
ch
ec
en

Erklärung von Tafel XXVIII.

Ascidien.

Fig.

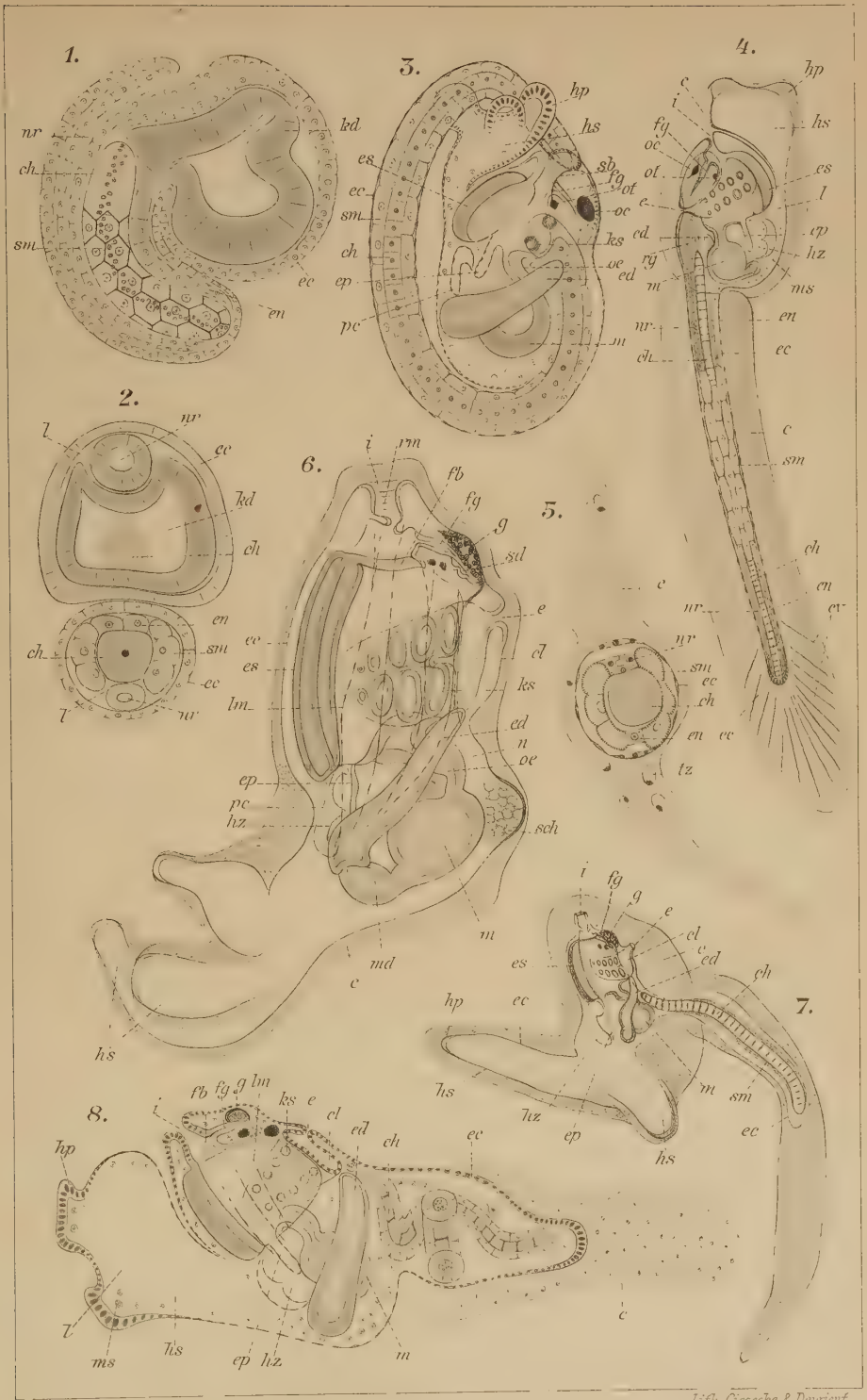
1. Embryo mit gekrümmter Ruderschwanzanlage; das Nervenrohr ist vorn noch weit offen, die die Chorda überlagernden Schwanzmuskelzellen haben die Form von einwenig langgestreckten Sechsecken. $\frac{120}{1}$.
2. Optischer Frontalschnitt durch einen etwas älteren Embryo. $\frac{120}{1}$.
3. Ausgebildeter Embryo, unmittelbar vor Sprengung des Follikels, von links gesehen. $\frac{80}{1}$.

In Fig. 1—3 ist der den Embryo umhüllende Follikel nicht eingezeichnet worden.

4. Aeltere freischwimmende Larve. Der Ruderschwanz ist um 90° gedreht worden, so dass er seine Breitseite dem Beschauer zukehrt und die das Nervenrohr führende, an der linken Seite der Larve verlaufende Kante nach der Dorsalseite verschoben ist. Die Mitte des Schwanzes zeigt bei hoher Einstellung die Muskelbänder; vorn und hinten optischer Durchschnitt durch die Medianebene, Chorda und Nervenrohr sichtbar. Circa $\frac{80}{1}$.
5. Querschnitt durch den Ruderschwanz einer eben frei gewordenen Larve. $\frac{270}{1}$.
6. Junges Thier einige Tage nach der Festheftung, von der linken Seite gesehen. $\frac{80}{1}$.
7. Larve, die sich im Peribranchialraum des Mutterthieres festsetzte, ohne eine freischwimmende Periode durchzumachen. Die Rückbildung des Ruderschwanzes ist beträchtlich verzögert; Haftfortsätze, Kiemendarm und Verdauungstractus sind in der Entwickelung weit vorgeschritten. $\frac{35}{1}$.
8. Larve unmittelbar nach der Festheftung; der Larvenschwanz beginnt, sich aus dem Cellulosemantel herauszuziehen, Chorda und Schwanzmuskulatur in spiraliger Einrollung. $\frac{80}{1}$.

Sämmtliche Abbildungen stellen Entwickelungsstadien der *Clavelina lepadiformis* dar.

cv = Streifenförmige Verdickungen im Hinterende des Cellulosemantels des Ruderschwanzes; *ed* = Enddarm; *en* = Entodermaler Zellstrang im Ruderschwanz der Larve; *hs* = Ektodermale Haftfortsätze, zur Festheftung dienend, mit Haftpapillen versehen; *rg* = Rumpfganglien; *sch* = rudimentärer Ruderschwanz, zu einem Zellhaufen rückgebildet; *tz* = Zellen im Cellulosemantel.



Lith. Giesecke & Devrient.

beurtheilt. Uebereinstimmung herrscht nur darüber, dass die wenig zahlreichen Ovarien lange Schläuche bilden, die Hoden aber sollen bei *St. variabilis* und *armata* nach Lacaze-Duthiers und Delage als zahlreiche, von den Eierstöcken völlig unabhängige Gebilde auftreten, während andere Forscher bei allen *Styela* stets typische Zwitterdrüsen beobachteten (vgl. oben, p. 656). Die beiden französischen Autoren haben die Hodenform, die sie bei jenen beiden Arten antrafen, als für die ganze Gattung characteristisch angesehen: „Mais toujours, et c'est là, par rapport aux Cynthinées un caractère distinctif que les auteurs n'ont pas mis en relief: la partie mâle est nettement distincte de la partie femelle. Les follicules testiculaires peuvent être accolés à l'ovaire, mais cette union est toujours superficielle, et l'indépendance des deux glandes est facile à constater sans dissection. En outre, autant que nous avons pu en juger, les affirmations de quelques zoologistes, qui disent avoir vu les canaux mâle et femelle s'accompagner jusqu' à leur terminaison et s'ouvrir auprès l'un de l'autre, demandent à être confirmées, et nous pensons que la séparation des orifices des deux sexes est un caractère du genre *Styela*." Dass alle früheren Autoren, die eingehender die Geschlechtsapparate der *Styela* beschrieben haben, ein nicht vorhandenes gemeinsames Vas deferens für alle Hodenfollikel, die an einem Ovarium liegen, irrthümlicher Weise angenommen haben könnten, scheint mir nicht sehr wahrscheinlich zu sein. In der Voraussetzung, dass auch Lacaze-Duthiers und Delage sich nicht getäuscht haben, halte ich vielmehr die Annahme für berechtigter, dass die Hoden der verschiedenen Arten der Gattung *Styela* einen verschiedenen Bau aufweisen möchten, und dann liegt für den, der den Geschlechtsorganen eine sehr weitgehende Bedeutung für die Ascidiensystematik zuerkennt, die Erörterung der Frage nahe, ob nicht vielleicht eine weitere Auflösung der Gattung in zwei neue oder in Untergattungen auf Grund der Verschiedenheiten der Hoden vorgenommen werden müsse.

In einer ganz anderen Weise als seine Vorgänger hat Roule (1885) die beiden Gattungen *Styela* und *Polycarpa* voneinander abzugrenzen versucht. Zwar legt auch er auf die Unterschiede des Geschlechtsapparates den besonderen Nachdruck, aber es sind für ihn nicht zahlreiche gesonderte Polycarps, die die letztgenannte Gattung auszeichnen, sondern er fasst den Gattungsbegriff viel enger und rechnet zu *Polycarpa* nur solche Formen, die, wie *P. varians*, Zwittergonaden besitzen, deren tief in die Leibeswand eingebettete Basaltheile mehr oder minder vollständig mit einander verwachsen sind (siehe oben, p. 637, und Tafel XXVI, Fig. 8). Infolge dieser engen Definition der Gattung *Polycarpa* muss Roule gerade eine Anzahl solcher Arten, die fast allgemein als die typischsten *Polycarpa* angesehen werden, zum Genus *Styela* stellen. Es scheint mir auf der Hand zu liegen, dass bei einem solchen Verfahren für eine naturgemässe Abgrenzung der beiden Gattungen nichts gewonnen ist.

Aus diesen Erörterungen ergiebt sich der Schluss, dass die sehr zahlreichen Arten, die gegenwärtig in den beiden Gattungen *Polycarpa* und *Styela* untergebracht sind, sich lediglich auf Grund von Verschiedenheiten der Geschlechtsorgane in zwei natürliche, scharf getrennte Gruppen nicht eintheilen lassen. Vielmehr hat es den Anschein, als ob alle diese Species nur einem grossen Formenkreis angehören möchten, in welchem mehrere Arten selbstständig und unabhängig voneinander ihre Geschlechtsorgane zum Theil in einem ganz ähnlichen Sinne phylogenetisch umgebildet haben oder noch umzuwandeln im Begriffe stehen. Ich glaube also, dass die Auflösung der zwei oder wenigen zwitterigen Gonadenschläuche der typischen *Styela* in die zahlreichen Polycarps des *Polycarpa*-Typus innerhalb der Gruppe mehrmals sich vollzogen hat, und demnach könnte die Gattung *Polycarpa* keine einheitliche, den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen entsprechende sein.

Anders liegen wohl die Verhältnisse bei zwei anderen Styelinen, die in neuerer Zeit von Lacaze-Duthiers und Delage als besondere Gattungen betrachtet wurden, bei *Stolonica* und *Heterocarpa*. Beide Formen sind schon längst bekannt und wurden früher den Gattungen *Cynthia*, *Polycarpa* und selbst *Ascidia* zugezählt, doch unterscheiden sie sich von allen anderen nächstverwandten Styelinen ganz scharf und bestimmt durch den Bau der Geschlechtsorgane. Wie bereits oben (p. 619 und fg.) beschrieben wurde, finden sich bei *Heterocarpa* nur getrenntgeschlechtliche Gonaden, und zwar liegen die Hoden und Ovarien auf verschiedenen Körperseiten rechts und links; bei *Stolonica* dagegen kommen neben rein männlichen Geschlechtsdrüsen Zwittergonaden vor, die zuerst als Hoden, dann als Ovarien functioniren. Die anderen anatomischen Eigenthümlichkeiten kommen diesen Unterschieden gegenüber erst in zweiter Linie als Gattungsmerkmale in Betracht. Auch die Gattung *Styelopsis* ist leicht an den Geschlechtsorganen von allen anderen Styelinen zu unterscheiden; sie besitzt nur eine Zwittergonade, die sich aus einem einheitlichen Ovarium und zahlreichen Hoden zusammensetzt (vgl. p. 617 u. 658).

Uebrigens hat schon 1824 MacLeay den Bau der Geschlechtsorgane als das wichtigste Gattungsmerkmal angesehen, das zur Aufstellung einer neuen Gattung berechtige, wenn nur die Unterschiede hinreichend scharf hervortreten. Das von ihm unter dem Namen *Dendrodoa* beschriebene neue Genus kennzeichnet sich in erster Linie durch die nur in der Einzahl auf der rechten Körperseite auftretende Gonade, die — im Gegensatz zu *Styelopsis* — eine verzweigte Masse bildet. MacLeay kannte nur eine Species; neuerdings haben Hartmeyer (1899) und Ritter (1899) ein jeder noch zwei andere Arten beschrieben, bei deren Bestimmung sie kleinere Unterschiede in der Gonadenform mit verwertheten.

Letzthin hat Michaelsen versucht, die auch durch Knospung sich vermehrenden stockbildenden Polystyelidae, die vielfach als die nächsten Verwandten der Styelinen betrachtet werden, auf Grund der Geschlechtsorgane in neue Gattungen einzutheilen. Die Gattungen *Allocoearpa* und

Chorizocormus besitzen getrenntgeschlechtliche Gonaden, die bei den zum ersten Genus gehörenden Arten so vertheilt sind, dass links die Hoden, rechts die Ovarien stehen. Die einzelnen Species unterscheiden sich dann im Besonderen durch die Art und Weise, wie auf den beiden Körperseiten des Thieres die männlichen oder weiblichen Drüsen angeordnet sind. *Polyzoa* und *Gynandrocarpa* tragen Zwitterdrüsen; diese bilden bei der ersten Gattung jederseits vom Endostyl ziemlich genau eine Reihe und zeigen nur eine einzige einfache Hodenblase als männlichen Antheil, während sie bei *Gynandrocarpa* nur in sehr geringer Zahl vorhanden sind und in der Regel einen aus zwei Stücken zusammengesetzten männlichen Theil besitzen.

Neuerdings hat Van Name (1902) den Gattungsbegriff *Gynandrocarpa* enger gefasst und die Arten, die nur zwei oder sogar nur eine Gonade (*Synstyela monocarpa* Sluiter) führen, einen faltenlosen Kiemendarm besitzen und krustenförmige Stöcke bilden, in einer neuen Gattung, *Diandrocarpa*, vereinigt. Ferner stellt er die neue Gattung *Michaelsenia* auf für eine Species, deren Geschlechtsorgane sich genau so wie die von Michaelsen's *Polyzoa* verhalten, nur dass in jeder Gonade 2 Hodenbläschen nachweisbar sind, deren Kiemendarm aber nicht glattwandig ist, sondern 2 bis 4 Falten trägt, und deren Stöcke krustenförmig gebildet sind. Wenn auch Van Name den Bau der Geschlechtsorgane von der weitgehendsten Bedeutung für die Systematik sein lässt, so verwerthet er andererseits doch auch die Stockform und die Beschaffenheit des Kiemendarms bei der Sonderung der Ascidienfamilie in Gattungen. Immerhin werden doch noch Bedenken bestehen können, ob nicht die Gattungsbegriffe etwas zu eng gefasst seien. Das gilt im Besonderen für *Diandrocarpa*, insofern die systematische Bedeutung der Gonadenzahl allzusehr betont erscheint. Man wird bei der Durchsicht der Abschnitte, die die Zahl der Ovarien (p. 649 u. fg.) und der Hoden (p. 675 u. fg.) behandeln, leicht die Gattungen herausfinden, bei denen die Gonadenzahl sehr schwankt, und nichts wäre leichter, als hier neue Genera zu schaffen, wenn man die Anzahl der Geschlechtsdrüsen als Gattungsmerkmal in den Vordergrund stellt. Eine Auflösung der Gattungen *Styela*, *Culeolus* etc. wäre dann unvermeidlich.

Die Zahl der Beispiele, die uns lehren, wie neue Gattungen hauptsächlich auf Besonderheiten der Geschlechtsorgane hin gegründet wurden, liesse sich leicht noch vermehren, doch werden die angeführten durchaus genügen, um die hohe Bedeutung des Genitalapparates für die Ascidiensystematik und im Besonderen für die Eintheilung einer Familie oder Subfamilie in Gattungen darzuthun. In einem Fall aber hat man nicht nur eine neue Gattung, sondern eine ganze Familie aufgestellt, lediglich auf ein eigenthümliches Verhalten der Geschlechtsorgane hin. Unter dem von Kükenthal und Walter 1889 an der Küste von Spitzbergen gesammelten Material fand Gottschaldt eine polyclinidenähnliche Synascidie, die sich dadurch von allen anderen unterschied, dass der

Hoden vollständig im Abdomen, das Ovarium weiter hinten im Postabdomen lag (siehe oben, p. 622). Er benannte die Form mit dem neuen Gattungsnamen *Polyclinopsis* (*Haeckeli*) und stellte sie in eine besondere Synascidienfamilie, in die Polyclinopsidae. Später hat Caullery darauf aufmerksam gemacht, dass auch die bereits Savigny bekannte *Sigillina australis* eine ganz ähnliche Lagerung der Hoden und Ovarien erkennen lasse und daher ebenfalls zu den Polyclinopsiden gerechnet werden müsse.

Meines Erachtens beweist dieses Verfahren eine ungerechtfertigte Ueberschätzung der Bedeutung der Genitalorgane für die Classification der Ascidien. Ich habe oben (p. 621) darauf aufmerksam gemacht, wie die Lage der Geschlechtsdrüsen bei den verschiedenen Arten der Gattung *Polyclinum* und bei deren Nächstverwandten gewissen Schwankungen unterliegt, nur dass sie nicht so weit gehen, dass die bei *Polyclinopsis* vorkommenden Lagebeziehungen erreicht werden. Die typische *Polyclinopsis*-Form wäre gewonnen, wenn bei dem einen oder anderen *Polyclinum* der Hoden um einen Bruchtheil eines Millimeters sich weiter nach vorn verschöbe. Fraglich ist, ob das genügt, um die Aufstellung einer neuen Gattung zu rechtfertigen, auch wenn alle anderen Eigenthümlichkeiten des *Polyclinum*, so im Besonderen die Stockform, sich unverändert erhalten. Ob die australische *Sigillina* sich ebenfalls aus einem *Polyclinum* oder aus einer anderen Polyclinide phylogenetisch entwickelt hat, scheint mir einigermassen zweifelhaft zu sein; sicher aber ist es nicht dieselbe Stammform wie die der *Polyclinopsis* gewesen, und die Verlagerung der Hoden erfolgte bei beiden Gattungen selbstständig und unabhängig voneinander. Ich glaube, dass die Gattungen *Polyclinum* und *Polyclinopsis* näher miteinander verwandt sind, als diese letztere mit *Sigillina*, und demnach scheint es mir wenig Vortheil zu bieten, wenn man auf Grund der ähnlichen Lagerung der Hoden und Ovarien diese beiden, nur durch eine einzige Species vertretenen Gattungen zu einer besonderen Familie erhebt.

XIV. Die Embryonalentwickelung.

Die beiden Entwickelungsweisen der Ascidien, die Embryonalentwickelung und Knospung, zeigen so bedeutende Verschiedenheiten, nicht nur in ihrem ersten Auftreten, sondern auch im Verhalten der späteren Stadien, dass eine gesonderte Betrachtung beider geboten erscheint. Die Embryonalentwickelung verläuft auf zwei verschiedene Weisen. Bei weitaus den meisten Ascidien schlüpft nach Sprengung des Follikels eine freischwimmende Larve aus, die, so wie die Appendicularie, aus zwei Theilen zusammengesetzt ist, aus einem vorderen Rumpf- und einem hinteren Schwanzabschnitt. Während aber bei den Copelaten beide Abschnitte nur in loserem Zusammenhang stehen, ist die Verbindung bei den Larven eine viel innigere, denn ausser dem Nervenstrang

erstrecken sich auch die Chorda und die Muskelbänder mehr oder minder weit in den Rumpf hinein. Die wesentlichen Züge des Appendicularienbaues wiederholen sich in beiden Leibesabschnitten der Larve, aber sie erscheinen in etwas veränderter Gestalt, was sich ja zur Genüge daraus erklärt, dass es sich in dem einen Fall um eine vollständig entwickelte Endform, im anderen um eine Larvenform handelt, die nur transitorische Bedeutung besitzt und während der kurzen Periode, die sie freischwimmend zubringt, vielleicht niemals Nahrung aufnimmt. Die freischwimmende Ascidienlarve wiederholt also, wenn auch nicht rein palingenetisch, so doch nur wenig cänogenetisch, die appendicularienähnlichen phylogenetischen Vorfahrenformen und ist aus diesem Grunde von überaus wichtiger Bedeutung für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien. Aus diesem Grunde beansprucht auch der Modus der Embryonalentwickelung, der zur Ausbildung einer geschwänzten Larvenform führt, ein ganz besonderes Interesse und hier eine eingehende Behandlung. Die Literatur über diesen Gegenstand ist ausserordentlich reich und mehrt sich noch alljährlich um zahlreiche bemerkenswerthe Beiträge. Wenn wir auch freilich von einer vollkommenen Kenntniss der Embryonal- und Larvenentwickelung weit entfernt sind, so darf andererseits doch behauptet werden, dass die wesentlichen Eigenthümlichkeiten des Entwickelungsvorgangs aufgedeckt sind.

Ganz anders lautet das Urtheil über den zweiten Modus der Embryonalentwickelung, der nicht mit einer freischwimmenden geschwänzten Larvenform abschliesst, sondern sofort, ohne dass eine solche sich in den Entwickelungsverlauf einschöbe, zu einer festsitzenden Larve hinüberführt. Diese abgekürzte Embryonalentwickelung ist bisher erst in einer nur wenig befriedigenden Vollständigkeit beschrieben worden, und ich werde sie hier im letzten Abschnitt dieses Kapitels besonders behandeln, während der Darstellung des ersten Entwickelungsverlaufs ein viel breiterer Raum gewidmet werden muss.

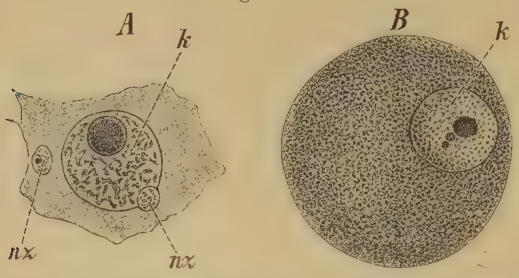
1. Die Geschlechtszellen und ihre Bildung.

a. Das entwickelte Ei nach seinem Austritt aus dem Ovarium.

1. Bau. In übereinstimmender Weise beschreiben alle neueren Autoren das reife Ascidienei, das den Eierstock verlassen hat, als ein complicirtes Gebilde, denn überall fanden sie die eigentliche Eizelle in regelmässiger Weise von Zellen und Zellschichten umgeben. Ausser einem Follikelepithel lässt sich mindestens eine unvollständige Schicht von Testazellen zwischen diesem und der Eizelle nachweisen, und häufig sind mehrere Follikelhüllen und Membranen vorhanden. Neuerdings hat aber Ritter (1899) viel einfacher gestaltete Eier bei *Synoicum irregulare* nachgewiesen. Es ist oben (p. 628) bereits erwähnt worden, dass der gesammte Eierstock dieser Polyclinide einen sehr einfachen Bau zeigt,

aber am bemerkenswerthesten ist das Verhalten der einzelnen Eier. So wie die noch jugendlichen Eizellen im Eierstock, sind auch die älteren, die unmittelbar vor dem Stadium der Richtungskörperbildung zu stehen scheinen, einfache, nackte Zellen ohne Follikel und Testazellen, und daher erhält der ganze Eierstock ein sehr eigenartiges Aussehen. Diese entwickelten Eizellen sind nahezu kugelförmig und besitzen ein grosses, excentrisch gelegenes Keimbläschen (Textfig. 147 *B*). Ihr Protoplasma enthält zahlreiche gelbliche Dotterkörperchen, die durchaus mit den Dotterelementen übereinstimmen, die sich in grosser Zahl in der primären Leibeshöhle des Postabdomens, überall in der Nachbarschaft des Ovariums finden. Die Herkunft dieser Gebilde wird weiter unten noch eingehender erörtert werden müssen. An der Peripherie des Eies dürfte wahrscheinlich eine homogene Dottermembran liegen, die aber von Ritter nicht besonders erwähnt wird.

Fig. 147.



A = amöboides Eierstocksei von *Synoicum irregulare*.
B = älteres Ei aus dem Eierstock, vor Ausstossung der Richtungskörper.
(Nach Ritter). $^{360}/_{1}$.
k = Keimbläschen; *nz* = vom Ei aufgenommene Nährzellen resp. deren Kerne.

Von diesem einfachsten Typus eines Ascidieneies unterscheiden sich alle andern bisher genauer untersuchten Eier sehr auffallend, und der Unterschied ist ein so grosser, dass — solange keine Zwischenformen bekannt sind — einige Zweifel darüber bestehen können, ob Ritter's Angaben überhaupt zu Recht bestehen. Auch am Appendicularienei (p. 130) wurde lange Zeit das Follikelepithel, das in alten Eiern allerdings zu einer dünnen, homogenen Membran sich verwandeln kann, vollständig übersehen, obwohl vorzügliche Beobachter frisches und gut conservirtes Material untersucht hatten. Ritter scheint dagegen nur beschränktes Material zur Verfügung gestanden zu haben, und ich halte es daher nicht für ganz unwahrscheinlich, dass die Eierstöcke der von ihm untersuchten Thiere nicht mehr vollkommen normale Verhältnisse aufwiesen. Doch möchte ich meine Bedenken nur als Vermuthungen aussprechen, für die ich gewichtigere Gründe nicht vorzubringen vermag.

Abgesehen von *Synoicum irregulare* sind die Eizellen aller anderen Ascidien an der Aussenseite von einem Follikelepithel umhüllt. Die Eier, die den Eierstock bereits verlassen haben und in den Oviduct, den Peribranchialraum oder nach aussen gelangt sind, scheinen ausnahmslos nur noch von einem einschichtigen Follikel umgeben zu sein, während auf jüngeren Stadien, wie weiter unten ausgeführt ist, in der Regel zwei Follikellagen vorhanden sind. Der Follikel der reifenden und reifen Eier

entspricht der Innenschicht des sog. secundären Follikels, während dessen äussere Schicht rückgebildet wird, beziehungsweise im Eierstock zurückbleibt. Das Follikelepithel der reifen Eier erweist sich recht verschieden gestaltet. Im einfachsten Fall stellt es eine sehr dünne Schicht dar, die aus flachen, häufig ganz platten Zellen besteht. Diese sind oft nur in der Mitte, in der unmittelbaren Nachbarschaft des Zellkerns, etwas verdickt und zeigen sich bei geeigneten Tinctionen als polygonale, meist fünf- oder sechseckige Scheiben. Zuweilen flacht sich der Follikel, wie ich es z. B. an manchen Stellen der *Clavelina*-Eier angetroffen habe, zu einer feinen Membran ab, in der nur noch an vereinzelten Stellen die ursprünglichen Follikelkerne nachweisbar sind. Andererseits kann sich aber auch das Follikelepithel mehr oder minder stark verdicken, indem die einzelnen Zellen zunächst linsenförmig (Textfig. 148 *B*), cubisch, prismatisch und endlich sogar zu sehr hohen Pyramiden werden, deren Hauptaxe den Radius der Eizelle an Länge sogar übertrifft und dem Durchmesser nahekommt. Am bekanntesten ist diese Umbildung der Follikelzellen bei *Ciona intestinalis*, bei der diese Elemente unter dem Namen Schaum- oder Papillenzellen (cellules spumeuses oder cellules papillaires Fol's) beschrieben worden sind (Textfig. 148 *A*; Fig. 11, Taf. XXVII). In der That erheben sich hier die einzelnen Follikelzellen zu ansehnlichen Papillen, die von grossen wasserhellen Vacuolen so reich durchsetzt sind, dass das Protoplasma im optischen Durchschnitt wie ein sehr weitmaschiges Netzwerk erscheint. Nur in der Umgebung des Kerns und an dem zugespitzten äusseren Zellende erhalten sich gewöhnlich dichtere Ansammlungen der protoplasmatischen Substanz. Derartige Papillen beobachtete bereits Krohn (1852) bei *Phallusia mammillata*, hielt aber jede Follikelzelle für eine Gruppe kernloser Elemente. In Wirklichkeit aber kommt jeder Schaumzelle ein Kern zu, der auf jüngeren Stadien der Eientwickelung sehr leicht nachweisbar ist, im reifen Ei jedoch häufig bereits eine bedeutende Veränderung erfahren hat, die Floderus (1896) als eine Degenerationserscheinung auffasst. In gleicher Weise, aber vielleicht kaum mit Recht, deutet er auch die Umbildung der Follikelzellen selbst zu Papillen als Degenerationsprocess. Die Follikelkerne sind oft schon in älteren Ovarialeiern stark lichtbrechende, fettglänzende, sphärische Körper, die durch Eosin schwach gefärbt werden, und zwar erscheinen sie dann entweder homogen oder aus mehreren eosinophilen Körnchen zusammengesetzt. Im lebenden *Ciona*-Ei fand sie Kupffer gelb gefärbt, und das gleiche sah ich in Alkohol-Exemplaren, während Kowalevsky und Floderus die Follikelkerne stets farblos antrafen. Häufig fehlt den Follikelzellkernen der reifen Ascidieneier eine Kernmembran vollkommen, und die einheitliche oder in mehrere Körnchen aufgelöste Chromatinsubstanz liegt frei im Plasma.

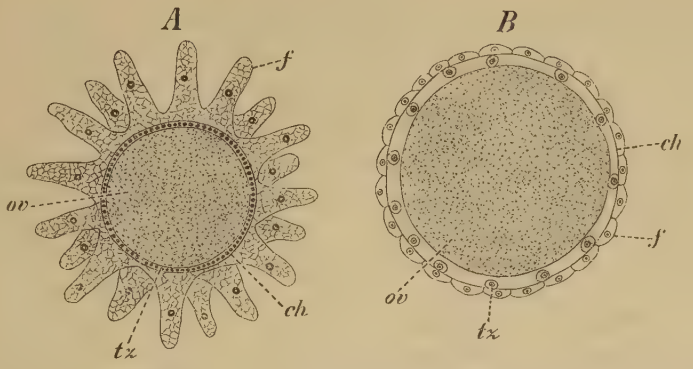
Leider sind die bisher vorliegenden Angaben nur so spärlich, dass sich nicht genau übersehen lässt, wo überall solche Papillenbildungen

des Follikels vorkommen. Sicher ist es, dass sie sich nur dort finden, wo die Eier vom Thier ausgestossen werden und ihre ersten Entwickelungsvorgänge freischwebend im Wasser durchlaufen; aber es ist durchaus nicht zutreffend, dass, wie man angenommen hat, alle pelagisch lebenden Ascidieneier Papillenzellen ausbilden. Dass solche Papillen in hohem Masse geeignet sind, die Eier im Wasser schwebend zu erhalten, bedarf keiner weiteren Begründung. Allerdings verharren die in den Zimmeraquarien abgelegten *Ciona*-Eier nur sehr kurze Zeit freischwimmend im Wasser; bald fallen sie auf den Boden des Gefässes und bleiben dort liegen, bis die Entwickelung zur geschwänzten Larve vollendet ist. Im bewegten Wasser des freien Meeres scheinen aber die durch die Papillarzellen bedingten grösseren Reibungswiderstände hinzureichen, um ein Niedersinken auf den Meeresboden auszuschliessen. Aehnliche Erscheinungen trifft man auch in anderen Thierklassen an, und ich möchte nur daran erinnern, dass auch die *Amphioxus*-Eier in den Glasgefässen regelmässig zu Boden sinken, während sie im Pantano bei Messina gleich nach ihrer Ablage und auch später, wenn sie sich während der ersten Nacht furchen, stets pelagisch flottirend angetroffen werden. Mit Sicherheit nachgewiesen sind typische Papillenzellen meines Wissens nur bei *Ciona* und etwas kleinere bei *Phallusia*; wahrscheinlich dürften sie sich aber auch bei einigen *Ascidia* und *Ascidiella* (?) finden.

Bei vielen anderen Ascidiiden erreichen die Follikelzellen nicht die vollendete Papillenform wie bei *Ciona*. Bei *Ascidiella venosa* verschmälern sich die äusseren Enden der Follikelzellen nur wenig und erreichen nur $^1/_6$—$^1/_8$ des Eidurchmessers. Die Vacuolen des Plasmas sollen nach Floderus mit Luft (?) oder vielleicht mit Flüssigkeit erfüllt sein. Wäre das erstere der Fall, so liessen sich die Follikelzellen etwa mit Gasdrüsenzellen vergleichen, die in ihrem Inneren Gasblasen abscheiden, und diese dürften vielleicht mit der im Wasser suspendirten Luft nicht identisch sein. Bei *Ascidia mentula* liegen die Follikelzellen inniger aneinandergefügt, denn sie sind prismatisch oder mehr cylindrisch gestaltet und berühren sich mit breiten Flächen; ihre Höhe beträgt etwa ein Drittel der Eiradius, und ihr Plasma erscheint als feines Netzwerk. Bei *Styela rustica* sind die Zellen des Follikels ziemlich gross und halbkugelähnlich geformt, und viele, vielleicht die meisten anderen Ascidieneier zeigen ebenfalls ansehnlich hohe Follikelzellen, wenn sie ausserhalb des mütterlichen Körpers sich entwickeln. Andererseits sind die reifen Eier der Molguliden in der Regel von einem flacheren Follikelepithel umgeben; die einzelnen Zellen springen nur etwa uhrglasförmig vor und sind zumeist frei von Vacuolen (vgl. Textfig. 148 *B*). Es scheint, dass sich in dieser Beziehung alle *Molgula* ziemlich übereinstimmend verhalten, sowohl diejenigen, deren Eier sich in Bruträumen des Elternthiers entwickeln (*Molgula nana*), als auch die, welche die Eier nach aussen ablegen und entweder durch Metamorphose, oder ohne freischwimmende geschwänzte Larve (*M. macrosiphonica*) sich entwickeln.

Die Ascidieneier, die ihre Entwickelung innerhalb des Mutterkörpers durchlaufen, werden meist von einem flachen Follikel umhüllt; wenigstens

Fig. 148.



A = reifes Ei aus dem Eileiter einer *Ciona intestinalis* $^{141}/_{1}$; *B* = halbschematische Darstellung eines reifen Eies der *Molgula nana*, circa $^{120}/_{1}$; *ch* = Chorionmembran; *f* = Follikelepithel, vorher inneres Follikelepithel des sog. secundären Follikels, während der Embryonalentwickelung persistirend; *ov* = Eizelle; *tz* = Testazellen.

lässt sich das an den älteren Eiern feststellen, die den Eierstock verlassen haben und bereits entweder in den Peribranchialräumen und deren Ausstülpungen, oder im gemeinsamen Cellulosemantel der Colonie liegen. Längere Zeit nach dem Austritt aus dem Ovarium erscheint allerdings zuweilen der Follikel der in den Peribranchialräumen sich entwickelnden Eier mehr oder minder erheblich verändert und an manchen Stellen beträchtlich verdickt. Diese Umbildungen des Follikelepithels hängen damit zusammen, dass der Embryo sich an den Wänden der zu Bruträumen werdenden Körperhöhlen befestigt. Im dritten Abschnitt sind weiter unten (p. 733 u. fg.) diese Verhältnisse näher erörtert.

An ihrer inneren Seite sondern die Follikelzellen eine Basalmembran ab, die als Chorionmembran zu bezeichnen ist (Floderus), irrthümlicher Weise aber häufig Dotter- oder Eimembran genannt wurde, als ob sie vom Eiplasma und nicht vom Follikel abgeschieden worden wäre. Diese Verwechselung erklärt sich daraus, dass die Chorionmembran des Ascidieneies, soviel ich sehe, stets sehr fein und homogen structurlos erscheint. Nur zuweilen fand ich in ihr bei *Ciona* flache, linsenförmige Verdickungen, die an ganz stark abgeflachte Kerne eines Plattenepithels erinnern, obwohl sie als solche kaum zu deuten sein dürften. Vielleicht in den meisten Ascidieneiern bildet sich diese Membran sehr frühzeitig im Eierstocksei an der Basis des secundären Follikels, bevor noch dieser in eine innere und äussere Schicht sich gespalten hat; ja in manchen Fällen (*Styela rustica*) ist sie bereits am primären Follikel vor Auswanderung der Testazellen deutlich nachweisbar.

Zwischen dem Chorion und der in Reifung begriffenen oder bereits reifen Eizelle liegen die Testazellen. Sie haben ihren Namen erhalten,

weil sie, wie man irrthümlicher Weise annahm, den äusseren Cellulosemantel oder die Testa der Ascidie bilden sollten. In den Eiern, die den Eierstock bereits verlassen haben, sah ich die Testazellen immer in einer Schicht angeordnet, aber es mag da und dort vorkommen, dass die Hülle stellenweise, wie Floderus erwähnt, mehrschichtig erscheint. Bei *Ciona*, *Ascidiella patula* und wahrscheinlich noch manchen andern Ascidien bilden die Testazellen eine continuirliche epitheliale Lage, die schon in älteren Eierstockseiern sehr deutlich erkennbar ist (Fig. 10, Taf. XXVII), und Kowalevsky (1871) vermochte hier auch die Grenzen der etwa cubischen, in die Dotterzellen des Eies leicht vorgebuchteten Testazellen nachzuweisen. Auch im reifen Ei des Eileiters besteht die einschichtige Testazellenlage (Fig. 11, Taf. XXVII, Textfig. 148 *A*), und gelegentlich konnte ich auch hier noch die Zellgrenzen feststellen. Jedenfalls war Kupffer (1870) im Irrthum, wenn er das Ei der *Ciona* von 3—4 Testazellenlagen umhüllt zeichnete. Später scheinen aber stets die Zellkörper der Testazellen mehr oder minder vollständig ineinander zu fliessen, während die Kerne zu den „gelben" oder „grünen Körpern" sich umgestalten. Diese Veränderung der Testazellenkerne vollzieht sich in einer ähnlichen Weise wie bei den Follikelkernen und wird von Floderus ebenfalls als eine Kerndegeneration aufgefasst. Bei *Ciona* treten wahre Kerndegenerationen in den Testazellen nur selten auf, aber die Kerne sind in der Regel nur schwach färbbar und wurden daher von früheren Autoren häufig als solche gar nicht erkannt. An der Aussenseite der Testazellenschicht hat Chabry (1887) eine besondere structurlose, hyaline Membran als „membrane du testa" beschrieben. Ich habe sie ebensowenig wie Floderus aufzufinden vermocht und sehe an dieser Stelle nur die Chorionmembran. Wohl aber fand ich an der Innenseite eine Art Basalmembran (Fig. 11, Taf. XXVII), die ich als Testazellenmembran bezeichnen möchte, und die die Testaschicht scharf vom Eidotter abtrennt. Sie ist verschieden von der Dottermembran, die nach Ausstossung der Richtungskörper das völlig reife Ei umhüllt.

Eine solche Testazellenmembran wird wohl nur in den Eiern sich bilden können, in denen die Testazellen eine vollständige epitheliale Schicht darstellen. Das ist aber in weitaus der Mehrzahl der Ascidieneier nicht der Fall. Schon Kowalevsky (1866 u. 1871) erwähnt, dass bei *Phallusia mammillata* und *Ascidia mentula* die gelben Testazellen viel weniger zahlreich vorhanden sind und zwischen sich sehr frühzeitig eine Gallertschicht ausscheiden, und ähnlich verhalten sich fast alle Synascidien, Socialen, Molguliden u. s. w. In den Testazellen solcher reifen Eier erfahren die Kerne häufig eine weitgehende Rückbildung. Die Kernmembran soll schwinden, die Chromatinsubstanz einen homogenen, stark färbbaren Körper oder mehrere kleinere Körner bilden, die „bei Doppelfärbung mit Safranin-Gentianaviolett von letzterem lebhaft gefärbt werden, bei Färbung mit Hämatoxylin-Eosin aber den rothen Farbstoff begieriger in sich aufnehmen" (Floderus). Die Gallertschicht Kowalevsky's

wurde schon von früheren Beobachtern festgestellt; Krohn (1852) nannte sie „glashelle Schicht", Milne-Edwards „couche gélatineuse" oder „masse subgélatineuse". Sie quillt, nachdem die Eier nach aussen oder in die Peribranchialräume abgestossen worden sind, durch Wasseraufnahme oft sehr beträchtlich auf, verflüssigt sich dabei immer mehr und hebt Follikel und Chorionmembran von dem sich furchenden Eidotter zumeist ziemlich weit ab.

Während die Gallertschicht aufquillt, sondern sich die Testazellen, die häufig noch in ganz alten Ovarialeiern in das Eiplasma vollkommen eingesenkt und eingebettet sein können, von diesem gänzlich ab, und die Eizelle bildet die schon vorhin erwähnte Dottermembran aus. Das Plasma des reifen Eies ist stets mit grösseren oder kleineren Dotterkugeln oder Dotterkörpern dicht erfüllt.

2. Grösse. Wie überall im Thierreich, so sind auch bei den Ascidien die Eier die grössten Zellen des ganzen Körpers. Ein bestimmtes Grössenverhältniss zwischen Eizelle und Gesammtkörper, der Art, dass grössere Individuen oder grössere Species auch grössere Eier produciren, scheint nirgends zu bestehen, und häufig sind die weiblichen Propagationszellen grosser Monascidien beträchtlich kleiner als die ganz kleiner Synascidien. Die absoluten Grössen der Eier schwanken innerhalb nicht sehr weiter Grenzen, jedenfalls sind die Unterschiede nicht entfernt so bedeutend, wie bei den oben (p. 195) behandelten Körpergrössen; und daraus ergiebt sich ohne Weiteres der Schluss, dass die grossen Ascidien durchweg relativ kleinere Eier besitzen, als die kleinen Arten.

Bei diesen letzteren ist die relative Eigrösse manchmal sehr bedeutend. Bei *Didemnum strangulatum* erreicht das Ei die Grösse des gesammten Hodens (Ritter), und ähnlich verhalten sich auch manche Botrylliden (vgl. Fig. 5, Taf. VIII). Bei *Didemnoides macroophorum* übertrifft das reife Ei das Volumen des Hodens um das Vier- bis Fünffache, und sein Durchmesser beträgt mehr als ein Viertel der gesammten Körperlänge des Thieres.

Ich lasse einige Angaben über die Grössen der Eidurchmesser einer Anzahl Ascidien folgen, aus denen eine nicht unbedeutende Grössendifferenz bei ganz nahe verwandten Formen ohne Weiteres zu entnehmen ist. Die kleinsten Eier haben einen Durchmesser von etwa 0,1 mm (*Goodsiria coccinea*), und nicht viel grösser — 0,15—0,16 mm — sind die Eier sehr zahlreicher einfachen und zusammengesetzten Ascidien (*Molgula pulchra, Colella pedunculata, Boltenia georgiana, Polyzoa lennoxensis*). Am verbreitetsten vielleicht sind Eier, die mit dem Follikel $^1/_4$ mm oder nur wenig mehr, etwa 0,27—0,28 mm, im Durchmesser betragen (*Clavelina, Molgula nana, Ciona intestinalis*); 0,3 mm messen die von *Cynthia Paessleri, Molgula pyriformis, Diplosoma Listeri.* Noch grösser (0,35 mm) werden die Eier von *Polyzoa gordiana, P. pictonis,* 0,4 mm die von *Styelopsis grossularia.* Etwa $^1/_2$ mm im Durchmesser misst das Ei der *Distaplia*

magnilarva, und noch etwas mehr (0,57 mm) das der *Dendrodoa subpedunculata*. Das Ei des *Hypobythius calycodes* soll nach Moseley die bedeutende Grösse von 1,5 mm erreichen.

3. Individuelle Unterschiede. Geringere Unterschiede in der Grösse und Färbung der Eier einer Ascidienart oder sogar auch der Eier eines Thieres treten häufiger auf. Selten sind sie aber so auffallend, wie sie Lahille (1890) bei *Diplosomoides (Leptoclinum) Lacazei* angetroffen hat. Hier finden sich grosse, dotterreiche und bedeutend kleinere, dotterarme Eier, und entsprechend diesen Unterschieden sind auch die Embryonen und Larven von zweierlei Grösse. Aus den von Lahille gegebenen Abbildungen lässt sich entnehmen, dass eine bereits festsitzende Larve, die sich aus einem kleinen Ei gebildet hatte, kaum zwei Drittel des Volumens des Rumpfabschnittes einer noch freischwimmenden Larve besass, die aus einem grossen Ei stammte. Dabei ist zu beachten, dass die Grösse des Rumpfes nach der Festsetzung normaler Weise sofort zunimmt. Auch bei *Clavelina lepadiformis* fand ich hellere kleinere und dotterreichere grössere und gelblich gefärbte Eier. Aehnliche Verschiedenheiten sah auch Van Beneden bei *Clavelina Rissoana*.

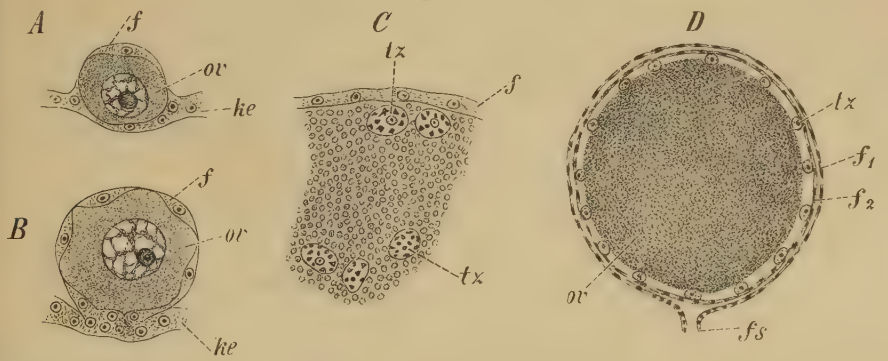
b. Die Eibildung (Entstehung der Ovocytenzelle mit ihren Hüllen).

Kein Vorgang in der gesammten Entwickelungsgeschichte der Tunicaten ist so häufig untersucht worden, wie die Bildung des Ascidieneies und seiner Hüllen, und auch die neueren Autoren weichen in wesentlichen Puncten so weit voneinander ab, dass ihre Angaben durchaus unvereinbar sind und sich nur durch Beobachtungsfehler auf der einen oder andern Seite erklären lassen. Immerhin glaube ich doch, dass es jetzt bereits möglich ist, aus dem Wust widersprechender Angaben das Zutreffende herauszulesen. Ich beabsichtige, in diesem Abschnitt nur die Entwickelung des reifen Eierstockeies aus dem indifferenten Keimepithel des Ovariums zu schildern. Die Entstehung des jungen Ovariums selbst soll erst in dem siebenten Abschnitt, der die Organogenie in der jungen Ascidie behandelt, besprochen werden.

1. Primärfollikel und Eizelle. Schon auf sehr frühen Stadien der Eierstockbildung treten zwischen den indifferenten Zellen des Keimepithels die jungen Eizellen hervor. Sie unterscheiden sich durch ihren hellen, bläschenförmigen Kern, der einen grossen Nucleolus führt, von den Nachbarzellen. Während diese immer wieder gelegentlich zu Theilungen sich vorbereiten, verharrt der Kern der jungen Eizellen als Keimbläschen, von einer deutlichen Kernmembran scharf umgrenzt, auf dem Ruhestadium, bis die Richtungskörperbildung eintritt (Fig. 1—5, Taf. XXVII). In ganz jungen Eierstöcken ist die Zahl der Eizellen nur sehr gering, je mehr aber das Keimepithel sich ausdehnt, um so mehr Kerne verwandeln sich zu Keimbläschen und verlieren zunächst ihre Theilungsfähigkeit. Dagegen wachsen die Keimbläschen und die sie umgebenden Zellkörper

sehr rasch und übertreffen bald die andern Zellen des Keimstocks um ein Mehrfaches an Volumen. Dieses mächtige Wachsthum der jungen Eizellen geschieht zum Theil auf Kosten der nächstbenachbarten Zellen, die stets an Grösse weit zurückbleiben und jene in einer für die verschiedenen Arten characteristischen Weise umgeben, indem sie zu Follikelzellen werden. Anfänglich kann die junge Eizelle noch vollständig in der Wand des Ovariums eingebettet sein, wenn sie damit beginnt, sich mit einem Follikelepithel zu umkleiden (Fig. 5, Taf. XXVII), später aber erhebt sie sich stets über die Oberfläche der Ovarialwand, indem sie mehr oder minder weit buckelförmig in die umgebende primäre Leibeshöhle vor-

Fig. 149.



Eireifung der *Clavelina lepadiformis*. *A* = Junges Ei im Keimepithel, circa $^{400}/_{1}$. *B* = Etwas älteres Stadium, Ei vom Primärfollikel umhüllt, circa $^{400}/_{1}$. *C* = Stück aus einem älteren Ei mit centralwärts gewanderten Testazellen, circa $^{600}/_{1}$. *D* = Halbschematische Darstellung des ältesten Eierstockseies unmittelbar vor dessen Austritt in den Oviduct, circa $^{140}/_{1}$. *f* = Primärfollikel und Secundärfollikel nach Auswanderung der Testazellen; f_1 = Aussenfollikel; f_2 = persistirender Innenfollikel; *fs* = Follikelstiel; *ke* = Keimepithel; *ov* = Eizelle; *tz* = Testazellen.

springt, um füglich vollständig in diese hineinzutreten und nur durch den Follikelstiel mit dem Keimepithel verbunden zu bleiben (Textfig. 149).

Nur auf sehr jugendlichen Stadien der Eibildung stellt der Follikel eine noch unvollständige Hülle dar, die aus vereinzelten Follikelzellen besteht. Hat die Eizelle eine nur etwas bedeutendere Grösse erreicht, so sind auch die Follikelzellen*) bereits verhältnissmässig zahlreich genug aufgetreten, um eine vollkommene, zusammenhängende, einschichtige Lage bilden zu können. Absolut betrachtet, ist auch dann häufig noch die Follikelzellenzahl recht gering, denn man wird zuweilen ein Ei bereits von kaum einem Dutzend Follikelelementen allseitig umschlossen finden.

*) Die Zellnatur der Follikelelemente ist jetzt allgemein anerkannt und wurde auch früher nur ganz vereinzelt von wenigen Beobachtern geleugnet oder nicht erkannt. So fand z. B. Lacaze-Duthiers (1874) bei *Molgula* um die ganz jungen Eier nur kernlose „petits corpuscules" zu einer geschlossenen Schicht angeordnet. Erst im weiteren Verlauf der Eientwickelung sollten in diesen Körperchen deutliche Kerne auftreten, womit der Formwerth von Zellen erreicht sei.

Welche der dichtbenachbarten Zellen des Keimepithels zu Eizellen, welche zu Follikelzellen werden, lässt sich, solange die Bildung des Keimbläschens noch nicht begonnen hat, nicht erkennen. Dass lediglich der Zufall entscheidet, ist kaum anzunehmen; viel näher liegt es, daran zu denken, dass immer nur die am besten ausgestattete Zelle einer Gruppe, gleichsam im Kampf ums Dasein mit den Nachbarzellen obsiegend, in die Entwickelung zum Ei eintritt, während die andern neben ihr ausser Stande sind, eine fortschreitende Entwickelung zu durchlaufen, und lediglich zu Follikelelementen sich umformen können.

Nach Julin (1893), der sich eingehend mit der Entwickelung der Geschlechtszellen bei *Styelopsis* beschäftigt hat, würde bei dieser Ascidie eine ganz bestimmte Beziehung zwischen den zu Eizellen und den zu primären Follikelzellen werdenden Elementen des Keimepithels bestehen. Je eine Gruppe von 4 Zellen würde hier einen primären Eierstocksfollikel (jeune follicule ovarien) bilden, in welchem eine centrale Eizelle, oder besser junge Ovocytenzelle (ovogonie) und nur 3 primäre Follikelzellen (cellules folliculeuses primordiales) zu unterscheiden sind. Beide Zellarten entstehen, wie oben auseinandergesetzt wurde, durch Differenzirung der noch embryonalen Elemente des Keimepithels, die als „ovules primordiaux" bezeichnet werden. Jede Vierergruppe entsteht nicht direct durch zweimal aufeinanderfolgende Zelltheilungen aus einem „Primordialei", in der Art, dass eine der vier Zellen der Enkelgeneration zur Eizelle, die drei andern zu primären Follikelzellen werden. Obwohl das hin und wieder, wie ich wohl glauben möchte, vorkommen mag, so lässt sich doch aus der p. 703 abgedruckten Tabelle, die Julin für diese ersten Entwickelungsvorgänge gegeben hat, entnehmen, dass nur die Schwesterzelle des Eies ausnahmslos in eine von dessen 3 primären Follikelzellen sich direct verwandelt, während die beiden andern zwar auch auf die gleiche indifferente Urzelle des Keimepithels zurückzuführen sind, aber doch nicht die gleiche Generationsstufe, sondern eine jüngere Zellgeneration darstellen: „parmi les trois cellules folliculeuses primordiales, l'une, est la soeur de l'ovogonie, et les deux autres sont les deux produits de division d'une cellule germinative cousine de l'ovogonie".

Gelegentlich, und zwar bei *Clavelina* gar nicht so selten, finden sich in einer Follikelhülle zwei Eizellen. Diese sind häufig verschiedenen Alters, zuweilen aber auch ganz gleich gross und berühren sich mit breiten, abgeflachten Seiten, während der Follikel selbst immer nur mit einem Stiel der Ovarialwand verbunden ist. Diese zweizelligen Eier erklären sich in sehr einfacher Weise daraus, dass zufällig zwei dicht benachbarte Zellen des Keimepithels keimbläschenartige Kerne entwickeln und von einer gemeinsamen Follikellage umhüllt werden, weil zwischen ihnen keine indifferenten Keimzellen mehr Platz finden, die zu Follikelzellen sich umgestalten könnten. Ich habe in einem Follikel immer nur jüngere Eier in der Zweizahl angetroffen und glaube daher, dass weiterhin in der Regel eine der beiden Zellen eine Rückbildung

wird erfahren müssen, wenn die andere ihre volle Reife und die Befruchtungsfähigkeit erlangen soll.

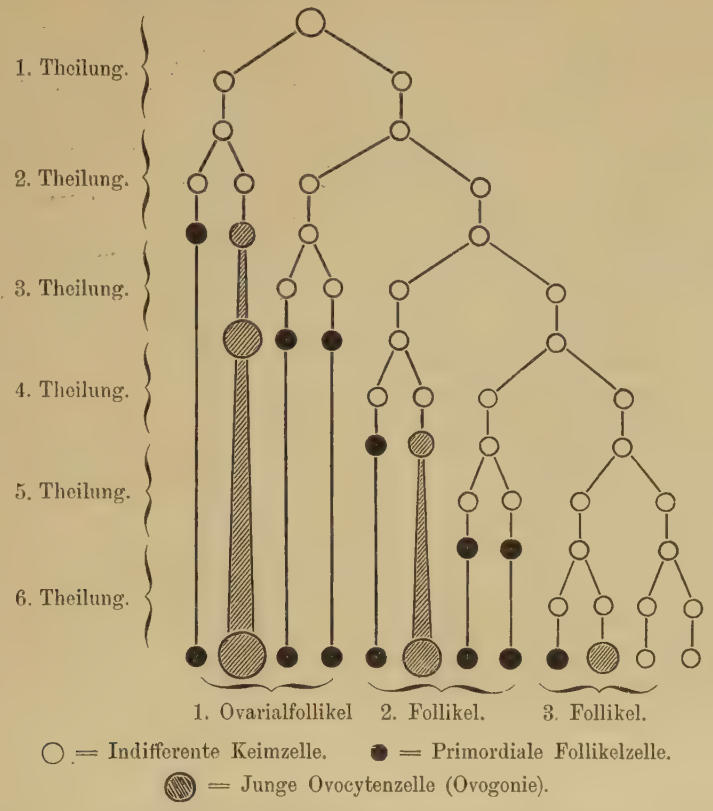


Tabelle über die Bildung der Ovarialfollikel bei *Styelopsis grossularia* Nach Julin.

Häufig scheidet schon der primäre Follikel an seinen beiden Seiten homogene basale Membranen aus. An der Innenseite tritt die Chorionmembran auf, die wir bereits oben (p. 697) im ausgebildeten Ei kennen gelernt haben. Auf den frühen Stadien der Eibildung aber, wenn der primäre Follikel dem Plasma der Eizelle dicht aufliegt, ist es zumeist sehr schwer, zuweilen wohl kaum ausführbar, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die betreffende Membran vom Follikelepithel oder als Dottermembran vom Eiplasma abgeschieden worden ist. Kupffer nennt sie bei *Ciona canina* „die von den Follikelzellen gegen den Dotter abgeschiedene Eihaut". Sie bildet sich hier und bei zahlreichen andern Ascidien (z. B. *Styela rustica*) sehr früh, bevor noch die Testazellenbildung begonnen hat, während sie in vielen andern Fällen (z. B. *Ascidia mentula*) erst nach Auswanderung der Testaelemente zur Ausbildung gelangt. Van Beneden und Julin nennen die Membran „enveloppe ovulaire anhyste" oder „membrane anhyste de l'oeuf" und leiten sie, wie Floderus und andere, ganz richtig vom Follikel ab, während sie Morgan

(1890) als ein Product der Eizelle selbst auffasst. In diesem letzteren Fall wäre natürlich die Bezeichnung der Membran als Chorion durchaus unzutreffend.

An der Aussenseite des Follikelepithels wird häufig sehr früh eine Membran (membrane anhyste du follicule Van Beneden's und Julin's) abgeschieden, die lange Zeit persistiren kann und auf späteren Stadien als Basalmembran des äusseren Follikels oder Membrana propria des Follikels (Kupffer) bezeichnet worden ist. Zuweilen (*Clavelina*, *Ciona*) tritt diese Membran bereits auf, wenn erst wenige Follikelzellen vorhanden sind, die noch alle in das Plasma der Eizelle eingesenkt erscheinen, und dann hat es oft ganz den Anschein, als ob die structurlose Membran durchaus dem Ei selbst angehören möchte. In der That ist denn auch mehrfach diese äussere Follikelmembran als eine Eimembran aufgefasst worden (Pizon; membrane vitelline très mince Roule's), innerhalb der „die im Inneren des Eies entstandenen Follikelzellen" auftreten. Sabatier (1883) bezeichnet die Membran als membrane externe amorphe, vergleicht sie, aber irrthümlicherweise, mit dem Chorion, obwohl er sie für eine bindegewebige Hülle hält. Die Möglichkeit, dass in manchen Fällen in der That die den Eierstock umgebenden Mesenchymzellen zu einer feinen, membranartigen Hülle werden, die einzelne Eier und die Ovarialwand mehr oder minder vollkommen umschliesst, ist nicht kurzer Hand abzuweisen, und manche Abbildungen früherer Autoren scheinen eine derartige Annahme sogar nahezulegen. Allgemein verbreitet dürfte aber eine solche Bindegewebshülle gewiss nicht sein, und zumeist wird die äusserste Membran der Ascidieneier ein Product der Follikelzellen sein, das gewöhnlich nach Art einer cuticularen Bildung abgeschieden worden ist und nicht lediglich die äusseren mit einander verbundenen Zellmembranen darstellt.

Die Entstehung des primären Follikels aus indifferenten Zellen des Keimepithels ist gegenwärtig allgemein anerkannt, und sie wurde besonders von Van Beneden und Julin nachdrücklich vertreten. Seeliger (1882) hatte das Ovarialepithel und die umliegenden Mesenchymzellen nicht scharf abzugrenzen vermocht und daher von diesen auch die Follikelzellen abgeleitet. Eine Reihe anderer Forscher liess dagegen den Follikel aus der Eizelle selbst entstehen; es sind das dieselben Beobachter (Fol, Sabatier, Roule), die auch den Testaelementen einen intraovulären Ursprung zuschreiben. Im Gegensatz zu diesen letzteren sind nach Fol (1877, 1883) die Follikelzellen echte Zellen, an deren Bildung sich das Keimbläschen des Eies betheiligt, während Roule die gleiche Auffassung nicht nur für die Follikelzellen, sondern auch für die Testazellen vertritt, deren Kerne er ebenfalls auf ausgewanderte Theilstücke des Keimbläschens zurückführt. Sabatier (1883, 1884) dagegen lässt die Follikelzellen zwar intraovulär, aber ohne jede Antheilnahme des Keimbläschens auftreten, also ganz nach Art einer freien Kern- und Zellbildung; und in genau der gleichen Weise sollen sich auch die Testazellen bilden.

Es ist bereits oben (p. 633) darauf hingewiesen worden, dass von Van Beneden und Julin und anderen besonderer Nachdruck darauf gelegt wurde, dass die Eier an zwei seitlichen Streifen des Ovariums sich bilden. Wenn das wohl zweifellos auch in mehreren Fällen geschieht (z. B. *Ciona intestinalis* nach Floderus, *Styelopsis* nach Julin, *Clavelina Rissoana* nach Van Beneden und Julin), so ist das doch durchaus kein allgemein gültiges Verhalten bei allen Ascidien. Bei *Distaplia occidentalis* (Ritter), *Fragaroides* (Maurice) und vielen andern besteht nur ein Keimstreifen im jungen Ovarium sowohl wie im alten, und in diesem letzteren kann stellenweise eine Bilateralität vorgetäuscht werden. Zuweilen beobachtet man in älteren Eierstöcken zwei durch ein flacheres Epithel ziemlich scharf gesonderte streifenförmige Keimzonen (*Styela rustica, St. montereyensis*), während in jungen Stadien nur ein Keimstreifen vorhanden ist (z. B. in jedem der 4 Ovarien von *St. montereyensis* nach Bancroft). Bei *Clavelina lepadiformis* sind weder im embryonalen, noch im ausgebildeten Eierstock paarige Keimstreifen nachzuweisen, sondern die Eier entstehen da und dort an verschiedenen Stellen der Ovarialwand, und ebenso verhalten sich zahlreiche Monascidien. Ein solches Vorkommen beobachtet man in verschiedenen Ascidienfamilien, gleichgültig, ob zahlreiche Polycarps (*Polycarpa pomaria*), oder nur zwei (*Molgula*, Textfig. 139, p. 645), oder auch nur ein Eierstock (*Ascidiella scabroides*) vorhanden sind.

Diese Thatsachen sind jedenfalls lehrreich für die Beurtheilung der Fälle, in denen paarige Keimstreifen im Ovarium nachgewiesen werden konnten, und namentlich das Verhalten der *Ascidiella* (*Phallusia*) *scabroides* erscheint bemerkenswerth, da hier der Eierstock sehr frühzeitig zahlreiche Lappen bildet, die durch flaches Epithel ziemlich scharf voneinander getrennt sind, während das dickere Keimepithel in mehreren, allerdings nicht in allen Lappenausstülpungen zwei mehr oder minder scharf gesonderte Streifen darstellt.

Van Beneden und Julin, und auch Floderus ist ihnen gefolgt, sind nun der Ansicht, dass jeder der beiden Keimstreifen im unpaarigen Ovarium der *Clavelina* oder *Perophora* einem ganzen Ovarium der Vertebraten entspreche, und dass demnach die Ovarial- und Oviducthöhle der Ascidien der Peritonealhöhle der Vertebraten zu vergleichen sei, also einem Theil nicht nur der rechten oder linken, sondern der gesammten enterocölen Leibeshöhle: „il y a non seulement une remarquable analogie, mais une identité complète en cequi concerne les dispositions anatomiques et les processus évolutifs entre les Tuniciers et les Vertébrés.“ So wie jeder Keimstreifen im Eierstock der Ascidien einem completen Ovarium der Wirbelthiere homolog sei, entspreche das die Keimepithelien verbindende Plattenepithel der ersteren dem Peritonealepithel der letzteren. Ich habe eine derartige Anschauungsweise schon früher als unzutreffend verworfen und glaube, dass die oben mitgetheilten Thatsachen das zur Genüge rechtfertigen. Denn zwei getrennte Keimstreifen finden sich gelegentlich

auch da, wo paarige Ovarien vorhanden sind, eines (*Styela rustica*) oder zwei (*St. mortereyensis*) jederseits. Ist in der That ein jeder Keimstreifen auf ein ursprünglich selbstständiges Ovarium der rechten oder linken Körperseite zurückführbar, so müsste in jedem Eierstock jener *Styela* das Homologon des rechten plus linken Vertebratenovariums vorhanden sein. Das Widersinnige einer solchen Schlussfolgerung liegt auf der Hand.

2. Der secundäre Follikel und die Testazellen. Dadurch, dass einzelne Zellen aus dem Epithelverband des primären Follikels austreten und zu Testazellen werden, verwandelt sich dieser zum Secundärfollikel (épithélium folliculaire secondaire Van Beneden's und Julin's); da aber eine bemerkenswerthere histologische Veränderung im Follikel dabei nicht erfolgt, möchte es vielleicht als überflüssig erscheinen, eine neue Bezeichnung einzuführen und überhaupt ein primäres und secundäres Follikelepithel zu unterscheiden. Dazu kommt ferner der Umstand, dass die Bildung der Testazellen selbst in den verschiedenen Eiern eines Thieres nicht immer auf genau dem gleichen Stadium der Ausbildung der Eizelle einsetzt und häufig sehr lange Zeit währt, so dass der Gegensatz zwischen primärem und secundärem Follikel dadurch verwischt wird und es sich kaum feststellen lässt, von welchem Zeitpunct an man den ersteren als geschwunden, den letzteren als bereits entstanden anzusehen hat.

Die Entstehung und Bedeutung der Testazellen darf wohl als die vielerörtertste und meistumstrittenste Detailfrage in der Entwickelungsgeschichte der Geschlechtszellen der Ascidien bezeichnet werden, und es liesse sich kaum ein Bildungsmodus ausdenken, der nicht bereits als thatsächlich vorhanden von früheren Autoren beschrieben worden wäre. Obwohl Kowalevsky schon 1866 die wahren Vorgänge im Wesentlichen zutreffend erkannt hatte, haben doch zahlreiche spätere Beobachter ganz irrthümliche Darstellungen gegeben.

Eine von diesen geht auf Kupffer (1870, 1872) zurück und gipfelt darin, dass die Testazellen innerhalb des Eies, und zwar durch „freie Zellbildung" im Zellplasma entstehen sollten. Lange Zeit galt vielen diese Ansicht als die einzig richtige, wenngleich die Einzelheiten der Zellbildung von diesem oder jenem Forscher in etwas verschiedener Weise aufgefasst wurden. Einen intraovulären Ursprung der Testazellen behaupteten ausser Kupffer noch Metschnikoff (1872), Fol (1883), Sabatier (1884), Roule (1884, 1885), Maurice und Schulgin (1884), Davidoff (1887, 1889) und Pizon (1893), aber über den morphologischen Werth der sog. Testazellen weichen ihre Ansichten voneinander ab. Die einen fassen die Testaelemente mit Kupffer als echte kernhaltige Zellen auf, die entweder auf dem Wege freier Zell- und Kernbildung ganz unabhängig von dem Keimbläschen entstanden sind (Davidoff, 1887, Sabatier, Pizon) oder ihre Kerne in dieser oder jener Weise aus Theilstücken des Keimbläschens der Eizelle erhalten (Roule, Davidoff, 1889). Wenn ich hier diesen Beobachtern die Auffassung zu-

schreibe, dass die Testaelemente echte, kernhaltige Zellen sind, so bedarf dies doch bis zu einem gewissen Grade einer Einschränkung oder doch einer Erläuterung. Zuweilen lassen nämlich die Beschreibungen den Leser darüber im Zweifel, welche Ansicht der Autor über den Formwerth der Testazellen hat. Zum Theil drückt sich das schon in der Namengebung dieser Elemente aus. So bezeichnet sie Sabatier zumeist als „globules celluloides", häufig aber auch als „cellules granuleuses", während sie Pizon „cellules de rebut" nennt und wohl sicher als echte Zellen auch auffasst. Wenn man bedenkt, wie weit vorgeschritten unsere Kenntnisse über die Bildung und Theilung der Zellen und Zellkerne bereits vor 10 Jahren waren, wird man Pizon's Ansichten sicher sehr auffallend finden müssen.

Consequenter scheinen mir diejenigen zu verfahren (Fol), die die Zellnatur der Testaelemente in Abrede stellen, wenn bei einem intraovulären Ursprung eine Betheiligung des Keimbläschens nicht nachgewiesen werden konnte; denn eine freie Kernbildung im Plasma einer Zelle kommt in Wirklichkeit nicht vor. So leugnet denn auch Metschnikoff (1872) das Vorhandensein von echten Zellkernen in den amöboid beweglichen „Tunicaelementen" und erkennt in ihnen nur Vacuolen und körnige Einschlüsse. Am weitesten aber gingen Semper (1875) und Playfair MacMurrich (1882). Semper bezeichnet die Testazellen als „Testatropfen", welche im lebenden, natürlichen Zustand erst verhältnissmässig spät aufträten, bei *Clavelina* z. B. erst während der Furchung, nachdem das Ei das Ovarium verlassen hätte und bereits längere Zeit der Einwirkung des Seewassers ausgesetzt gewesen sei. Durch verschiedene Agentien, verdünnte Säuren, Süss- oder auch selbst Seewasser, gelinge es, diese eiweissartigen, amöboiden Dottermassen künstlich aus dem Ei herauszupressen. In ähnlicher Weise glaubt MacMurrich, dass die Testazellen bei Einwirkung von Essig- oder Pikrinsäure oder auch von Meerwasser auf den Eidotter in diesem sich bilden.

Die wahren Vorgänge, die bei der Testazellenbildung sich abspielen, hat zuerst Kowalevsky erkannt. Bereits in seiner ersten Unsersuchung (1866) leitet er die „gelben Zellen" oder „gelben Körperchen" des Ascidieneies vom Follikelepithel ab, und später (1871) begründet er ausführlicher diese Ansicht, indem er Kupffer's Deutungen als unzutreffend zurückweist. Stepanoff (1869), Ganin (1870), Ussow (1875), Giard (1881), Seeliger (1882), besonders aber Van Beneden und Julin (1886) und später Maurice (1888), Morgan (1890), Julin (1893), Floderus (1896), Bancroft (1899) u. s. w. schlossen sich Kowalevsky im Wesentlichen an, wenngleich sie in Einzelheiten von diesem und auch untereinander etwas abweichen. Ganin bezeichnet die Testazellenschicht als „grüne Zellschicht", Giard nennt sie „cellules de la granulosa". Salensky hat für die Testazellen den Namen „Kalymmocyten" eingeführt; obwohl er diese Elemente bei den Ascidien für ausgewanderte Follikelzellen hält, glaubt er ihnen doch — im Gegensatz zu allen neueren Autoren

und in Uebereinstimmung mit den älteren Angaben — einen wesentlichen Antheil bei der Bildung des Cellulosemantels zuschreiben zu müssen.

Die Bildung der Testazellen beginnt ziemlich früh, bald nachdem die Eizelle eine vollständige Follikelhülle erhalten hat, zuweilen auch etwas später, wenn im Ei die eigentlichen Dotterschollen aufgetreten sind, und es scheint, dass in den meisten Fällen an der gesammten Oberfläche ziemlich gleichzeitig die Einwanderung der Testaelemente erfolgt. Zuweilen findet man allerdings junge Eier, die erst wenige Testazellen, und zwar nur auf einer Seite erkennen lassen (vgl. Textfig. 135, p. 632); doch ist es mir fraglich, ob es sich hierbei nicht nur um ein zufälliges Voraneilen der Entwickelung eines Eitheils handelt. Freilich erscheinen in diesen Fällen zumeist die ersten Testazellen an der frei über das Keimepithel sich erhebenden Fläche, gegenüber dem Follikelstiel. Unmittelbar nach dem Eintritt in das Eiplasma zeigen die Testazellen noch eine hohe Uebereinstimmung mit den Follikelzellen, und die Unterschiede beschränken sich darauf, dass diese letzteren einen Epithelverband bilden, während die ersteren zunächst isolirt bleiben und im Eidotter amöboide Bewegungen ausführen können (vgl. Fig. 6 u. 7, Taf. XXVII). Daher erscheinen die Testazellen in conservirten Eiern in sehr wechselnden Formen.

Ich habe bereits früher (1882) die Ansicht vertreten, dass auch Mesenchymzellen, die den Eierstock umgeben, zu Testazellen sich umgestalten können. Wenn ich auch nunmehr die Einzelheiten meiner damaligen Beschreibung nicht durchweg aufrecht erhalten kann, so habe ich mich doch auch neuerdings wieder davon überzeugt, dass meine Behauptung zutreffend war. So wie Mesodermzellen das ektodermale Hautepithel durchwandern können, um zu Elementen des äusseren Cellulosemantels zu werden, durchsetzen sie auch hin und wieder den Follikel und treten in den Eidotter ein, wo sie sich auf frühen Stadien von den aus dem Follikel selbst stammenden Testazellen kaum unterscheiden lassen, und ich nehme daher auch an, dass sie die gleiche Bedeutung haben wie diese.

Die Testazellen finden sich daher nur an der Peripherie des Eies, wo sie allmählich immer zahlreicher sich ansammeln. Ist ihre Zahl verhältnissmässig gross, so liegen sie dicht nebeneinander und bilden eine continuirliche Lage, in der sie, soviel mir bekannt ist, fast immer einschichtig angeordnet sind (Fig. 10 u. 11, Taf. XXVII, Textfig. 148 *A*, p. 697). Nur gelegentlich können, und zwar besonders in jüngeren Eiern, die Testazellen an einer oder der anderen Stelle eine mehrschichtige Hülle bilden (Floderus). Ist ihre Zahl geringer, so bleiben sie voneinander getrennt und liegen zunächst einzeln im Eidotter eingebettet (Textfig. 135), um erst später aus diesem herauszutreten, in der Regel erst dann, wenn während oder unmittelbar nach der Eireifung eine feine Dottermembran

ausgeschieden wird. Diese peripheren Testazellen liegen entweder frei in einer wässerigen Substanz, die in manchen Fällen (*Diplosoma*) reines Seewasser zu sein scheint, oder sie sind in einer gallertartigen Substanz, der sog. Eigallerte, eingeschlossen. Diese Eigallerte hat eine sehr verschiedene Consistenz, je nach der Menge der Eiweisssubstanzen, die sie enthält. Bei *Clavelina* ist sie, wenigstens in reifen Eiern, sehr dünnflüssig; bei *Molgula nana* z. B. beträchtlich eiweissreicher, so dass sie sich stellenweise ganz deutlich färben lässt. Ob aber jemals diese Substanz, die zwischen den aus dem Eidotter bereits herausgetretenen Testazellen sich ausbreitet, eine zäher flüssige Gallerte bildet, ist mir sehr zweifelhaft; ich habe sie wenigstens niemals in einer solchen Beschaffenheit angetroffen. Wo die Eizelle von einer zähen Gallertschicht umgeben ist, stellt diese nicht eine Zwischensubstanz zwischen den Testazellen dar, sondern sie wird gebildet von den aufgequollenen, miteinander verschmolzenen Zellkörpern, die wie eine einheitliche, homogene Schicht erscheinen, während die gelben oder grünen Körper, die in der angeblichen Gallertschicht stecken, die mehr oder minder veränderten Testazellkerne sind. Ueber die Art und Weise der Bildung der wässerigen oder mehr oder minder stark eiweissreichen Substanz, in der die vereinzelten Testazellen liegen, ist wenig bekannt. Kowalevsky (1871) scheint anzunehmen, dass diese „Gallertschicht“ stets ganz und gar von den Testazellen ausgeschieden werde, und diese beiden Theile würden sich dann ähnlich zu einander verhalten, wie etwa die Intercellularsubstanz und Zellkörper in einem Bindegewebe. Indessen wird wohl auch mit der Möglichkeit zu rechnen sein, dass die Eizelle selbst sich an der Bildung der eiweisshaltigen, flüssigen oder gallertigen Masse wesentlich betheiligt. Das scheinen auch die älteren Autoren zumeist angenommen zu haben, indem sie diese periphere Schicht ohne Weiteres ganz der Eizelle zurechneten. Schon Milne-Edwards (1842) bezeichnete die ganze Region der Testazellen als „masse subgélatineuse“ oder „couche gélatineuse“ des Eies, und Krohn (1852) nannte sie die „glashelle Schicht“. Auch Kowalevsky hat in seiner ersten Untersuchung (1866) die „Gallertschicht“, in der die „gelben Körperchen oder Zellen“ ruhen, der Eizelle zugezählt, ohne allerdings über ihre Entstehung sich zu äussern.

Nicht immer liegen alle Testazellen peripher im Ei, sondern zuweilen bemerkt man (*Clavelina*), dass einige Elemente centralwärts wandern und bis in die nächste Nähe des Keimbläschens gelangen können. Das hat manche Beobachter zu der irrthümlichen Deutung veranlasst, dass die Testazellkerne aus dem Keimbläschen sich abspalten (Roule, Davidoff). Im Allgemeinen sind diese central gelegenen Testazellen nur spärlich vorhanden, und vielen Eiern scheinen sie vollkommen zu fehlen; zuweilen aber finden sie sich verhältnissmässig zahlreich. Sie fallen besonders in etwas älteren Eiern auf, wenn sie mit stark färbbaren Körnchen erfüllt sind, die sich scharf von den Dotterkörperchen des Eiplasmas unterscheiden (Textfig. 149 *C*), fehlen aber auch auf jüngeren Stadien

nicht gänzlich. So wie manche der peripheren Testazellen werden auch diese mehr im Eiinneren gelegenen nach und nach vollständig rückgebildet und füglich vom Eiplasma resorbirt, zu dessen Ernährung sie beitragen. Dabei nehmen die Zellen unregelmässige Formen an, bis allmählich ihre Grenzen ganz verschwinden; die Kerne werden aufgelöst, und die chromatophilen Körner verlieren sich zwischen den Dotterschollen. Solche tief in das Eiinnere eingewanderte Testazellen hat auch Floderus beobachtet, aber es scheint, dass er darin bereits die Anzeichen einer bevorstehenden Degeneration des Eies erblickt. So fand er, dass bei vorschreitendem Zerfall des ganzen Eies und besonders des gesammten Eierstockes, nachträglich noch Follikelzellen und vielleicht freie Mesenchymzellen als Leukocyten in das Eiplasma eintreten können.

Die aus dem primären Follikelepithel ausgetretenen Testazellen erfahren während ihres Aufenthalts im Eidotter oft recht auffallende Veränderungen. So wie selbstständigen, individualisirten Zellen kommt ihnen ausser dem Vermögen amöboider Beweglichkeit das der Ernährung, des Wachsthums und der Theilung zu, und so sehen wir in älteren Eiern die Testazellen in Folge der Nahrungsaufnahme herangewachsen und — abgesehen von neuen Einwanderungen — durch Theilung zuweilen vermehrt. Dass in den Testazellen ein reger Stoffwechsel sich vollzieht, beweist ihr rasch sich verändernder histologischer Character. Floderus glaubt, dass sie direct aus dem Ei Dotterkörper aufnehmen, in grösserer Zahl aufspeichern und allmählich chemisch verändern, indem die Körner eosinophil werden (*Styela rustica*). Bei anderen Ascidien konnte allerdings eine directe Aufnahme von Eidotter und Umbildung der Dotterschollen zu chromatophilen Körpern nicht festgestellt werden (*Corella*), und es dürfte wohl zumeist der Fall sein, dass die stark färbbaren Körner, die in älteren Testazellen auftreten, in diesen letzteren sich selbstständig bilden. Zunächst sieht man in den Knotenpuncten des reticulär erscheinenden Plasmakörpers kleine, intensiv färbbare Körner, die sich rasch vergrössern und an Zahl zunehmen (*Clavelina*). Anfänglich bleibt der Kern einer jeden Testazelle leicht nachweisbar (Fig. 8, Taf. XXVII), je grösser und zahlreicher aber die dunklen Körner werden, desto mehr verschwinden hinter diesen die Zellkerne (Fig. 9). Grössere und kleinere, rundliche und verschiedene kantige Körner liegen in einer Testazelle nebeneinander.

Ueber die Bedeutung der Testazellen weichen die Ansichten der verschiedenen Autoren voneinander ab. Milne-Edwards hatte als erster die Ansicht vertreten, dass aus der Testazellenschicht der äussere Cellulosemantel der ausgebildeten Ascidie hervorgehe, und ihm haben sich im Wesentlichen Krohn, Kupffer, Ussow und auch Kowalevsky in seiner ersten Arbeit (1866) angeschlossen. Diese Auffassung war es, die dazu Veranlassung gegeben hat, die die Eizelle umgebenden Elemente als Testazellen (Kupffer) oder als Tunicaelemente (Metschnikoff) zu bezeichnen. Nachdem besonders durch O. Hertwig (1873) der Nach-

weis erbracht worden war, dass die Testazellen nicht zu den Bindegewebszellen des äusseren Cellulosemantels werden, wurde diese ältere Ansicht allgemein verlassen, und gegenwärtig hält wohl nur noch Salensky daran fest, dass der Cellulosemantel ganz oder zum grössten Theil von den „Kalymmocyten" gebildet würde. Uebrigens konnten Salensky's Befunde an der *Distaplia magnilarva* von Caullery (1894) und Bancroft (1899) bei den nächstverwandten *Distaplia rosea* und *D. occidentalis* nicht bestätigt werden.

Semper, dessen eigenartiger Auffassung über die Entstehung der Testazellen bereits oben gedacht ist, vergleicht diese Zellen mit den Polkörperchen gewisser Schneckeneier, eine Ansicht, für die sich kaum eine Begründung geben lässt. Zwar hat auch Davidoff (1889) die Testazellen als „abortive Eier" angesehen, aber es geschah das lediglich in Folge seiner unzutreffenden Beobachtungen über die Entstehung dieser Zellen aus dem Ei, oder besser aus dem Ooblast. Denn das Gebilde, das allgemein als das Ei der Ascidien betrachtet werde, sei in Wirklichkeit ein Ooblast, der erst seinerseits die wahren Eier erzeuge. Diese letzteren hätten aber nur bei den Appendicularien die ursprüngliche und sonst allgemein im Thierreich herrschende Function und Bedeutung behalten, während sie bei den Ascidien zu den Testazellen sich rückbildeten; immer nur ein einziges Ei bilde sich innerhalb eines Follikels aus dem Ooblasten aus. Da, wie wir gesehen haben, die Testazellen in einer ganz anderen Weise entstehen als Davidoff angenommen hatte, fällt auch diese Hypothese über ihre morphologische Bedeutung. Trotzdem haben eine Reihe Beobachter die physiologische Bedeutung der Testazellen in einer ähnlichen Weise beurtheilt, wie die Function rudimentärer Organe. Schon Fol (1883) nahm an, dass bei den Vorfahren der Ascidien die Testazellen eine viel grössere Bedeutung als Schutzorgane besessen hätten, als es jetzt der Fall sei, wo sie nur provisorische, embryonale Schutzhüllen bilden, und ähnlich äussert sich auch Floderus, wenn er sagt: „Ich halte es für wahrscheinlich, dass die Testazellen eine Art von rudimentären Bildungen sind, welche nunmehr eine unbedeutende Rolle spielen, allein einstweilen dürfte man die Frage nach ihrer eigentlichen Function und ihrer richtigen Deutung gewissermassen als eine offene bezeichnen können".

Dass die physiologische Bedeutung der Testazellen gegenwärtig keine besonders wichtige mehr ist, hat sich fast allen neueren Beobachtern ergeben, aber so gering, wie manche (Maurice, Pizon) meinen, scheint sie mir doch nicht zu sein. Ich habe bereits im Jahre 1882 darauf hingewiesen, dass, wie oben schon erwähnt wurde, einzelne Testazellen als Nährmaterial für das Ei verbraucht werden, und das Gleiche hat neuerdings Bancroft (1899) beobachtet. Auch später, während der Eifurchung, werden noch Testazellen resorbirt, und man findet zwischen dem Follikel und dem Embryo zuweilen noch deutlich ihre Reste in einer eiweisshaltigen Flüssigkeit suspendirt (*Molgula nana*). Dass von den Furchungs-

zellen noch Testaelemente direct „gefressen“ werden, habe ich nicht feststellen können, und ich möchte glauben, dass diese später nur in desorganisirter,verflüssigter Form als Nährmaterial verbraucht werden. Sicher bleiben aber eine ganze Anzahl Testazellen bei vielen, vielleicht bei allen (?) Ascidienembryonen als deutliche Zellen wohl erhalten, um erst beim Ausschlüpfen der Larve gleichzeitig mit dem gesprengten Follikel abgeworfen zu werden. Zuweilen beobachtet man sie noch an der Aussenseite des Cellulosemantels der Larven längere Zeit festklebend, bis sie endlich abgescheuert werden.

Damit ist übrigens die functionelle Bedeutung der Testazellen nicht erschöpft. Es hat zuerst Salensky (1892) darauf aufmerksam gemacht, dass bei einigen Synascidien (*Fragarium*, *Circinalium*, *Amaroucium)* die im Cloakenraum sich entwickelnden Embryonen durch placentaähnliche Bildungen mit dem Mutterthier verbunden sind (vgl. oben, p. 687). Am Aufbau dieser Placenta betheiligen sich in bemerkenswerther Weise die Testazellen, wenigstens an dem Theil, den Salensky als fötale Placenta bezeichnet. In einem folgenden Abschnitte werde ich darauf noch einmal zurückkommen müssen und dann darauf hinweisen, dass ein Proliferiren der Testazellen an den Stellen, an denen der Follikel die Peribranchial- resp. Cloakenwand oder auch den Follikel eines benachbarten Embryos berührt, nicht nur ausnahmsweise bei den drei von Salensky angeführten Formen, sondern häufiger eintritt, wenngleich die Benennung als Placenta mir nicht gerechtfertigt erscheint *(Clavelina)*. Die Testazellen haben daher während der frühen Stadien der Embryonalentwickelung, theilweise wenigstens, die Aufgabe zu erfüllen, den Embryo oder seinen Follikel zu befestigen und bis zu einem gewissen Grade vor dem Druck zu schützen, der bei starken Leibescontractionen von den mütterlichen Geweben ausgeübt werden muss. Es ist selbstverständlich, dass diese Function der Testazellen bei den Eiern, die sich ausserhalb des Mutterthieres frei im Wasser entwickeln, nicht in Frage kommen kann.

3. Die Theilung des Secundärfollikels in ein äusseres und inneres Epithel. In den ältesten Eierstockseiern, gewöhnlich erst unmittelbar vor ihrer Reifung, spaltet sich die einschichtige Follikelhülle in zwei concentrische Epithelien, in den äusseren und inneren Follikel. Fol, der zuerst (1883) die beiden Follikelhüllen unterschieden hat, glaubte, dass beide in einer im Wesentlichen übereinstimmenden Weise von der Eizelle aus gebildet werden, und dass der zuerst entwickelte äussere Follikel durch die später auftretenden inneren Follikelzellen immer mehr nach aussen gedrängt und abgeflacht werde. Die genaueren, thatsächlichen Vorgänge bei den Follikelbildungen wurden zuerst durch Van Beneden und Julin (1886) und später durch Floderus klargelegt, und die Angaben dieser Autoren gelten gegenwärtig als allgemein anerkannt. Nur vereinzelter Widerspruch wurde erhoben; so leitete Morgan (1890) das äussere Follikelepithel von besonderen Zellen der Ovarialwand ab, die sich um den primären Follikel herumlegen und ihn umhüllen.

Der innere Follikel bleibt als Hülle des Eies bestehen, auch nachdem dieses den Eierstock verlassen hat und entweder in den Peribranchialräumen, oder auch frei im Wasser schwebend sich zu furchen begonnen hat. Die verschiedenen Formen, unter denen dieser Follikel am Ascidienei erscheint, sind bereits oben (p. 695) behandelt worden, und es wurde dort auch erwähnt, dass an der Innenseite des Epithels häufig eine homogene Chorionmembran ausgeschieden wird.

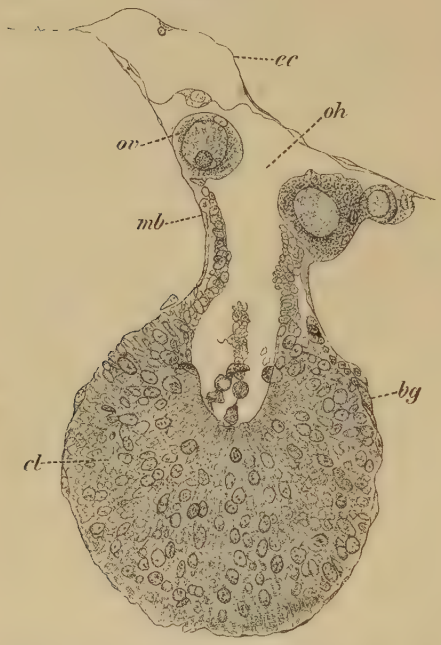
Der äussere Follikel ist zwar schon von Kupffer (1870) und Kowalevsky (1871) beobachtet, aber als eine structurlose Membran, die keine Kerne enthalte, gedeutet worden, und in ähnlicher Weise hielt ihn auch Roule (1884) für die erste Dottermembran des Eies. Bald nach seiner Abspaltung vom inneren Follikel ist seine Zusammensetzung aus flachen Zellen in der Regel noch leicht nachweisbar (Textfig. 135, p. 632; Textfig. 149 *D*, p. 701), und gewöhnlich lässt sich die epitheliale Natur auch später noch erkennen, wenn die inneren Follikelzellen flach bleiben und sich nur wenig verändern. Wo aber diese, wie z. B. bei *Ciona*, zu grossen Papillenzellen anschwellen, flacht sich der äussere Follikel frühzeitig sehr stark ab (Fig. 10, Taf. XXVII), so dass er bald wie eine feine Membran erscheint, in der die Kerne nur schwer oder auch gar nicht mehr zu erkennen sind.

Der äussere Follikel setzt sich direct in das Keimepithel des Eierstocks fort, und zwar bildet er an der der Ovarialwand benachbarten Seite des Eies eine halsartige Einschnürung, den Follikelstiel, in dessen Bereich die Zellen gewöhnlich erheblich grösser und namentlich höher erscheinen als im flachen Follikel selbst (Textfig. 149 *D*). Follikelepithel und Follikelstiel tragen häufig, so wie die Eierstockswand, an ihrer Aussenseite eine Basalmembran, die, wie ich glaube, als eine cuticulare Bildung entstanden ist. Diese Membran kann sich zuweilen, wie es fast immer am Follikelstiel geschieht, sehr frühzeitig bilden, noch im primären oder secundären Follikel, bevor dieser in den äusseren und inneren sich getheilt hat, und sie wird dann dem äusseren Follikel gleich bei seiner Abspaltung mitgegeben. Sie ist also identisch mit dem bereits oben (p. 704) besprochenen membranösen Gebilde, das von den verschiedenen Autoren sehr verschiedene Namen erhalten hat.

Dieser äussere Follikel kommt nur dem Eierstocksei zu und wird im Ovarium zurückgelassen, wenn das reifende Ei in den Oviduct übertritt. Ueber die Art und Weise, in welcher das Ei den Aussenfollikel verlässt, und über das Schicksal des letzteren weichen die Angaben der Autoren voneinander ab, und wahrscheinlich dürften sich in der That auch verschiedene Arten verschieden verhalten. Nach Julin (1893) wird bei *Clavelina* und *Styelopsis* der im Eierstock zurückbleibende äussere Follikel bald durch Phagocyten resorbirt; nach Bancroft (1899) lässt er bei *Distaplia* ein „Corpus luteum“ entstehen. Nachdem die vom Innenfollikel umhüllte Eizelle in die Ovarialhöhle und in den Eileiter gelangt ist, bildet der Follikelstiel mit dem äusseren Follikelepithel eine

stark verdickte, buckelförmige Ausbuchtung der Eierstockswand, an die sich einige Mesenchymzellen dicht anlegen und einen membranartigen Ueberzug darstellen (vgl. Textfig. 150). Die Ausstossung des reifenden Eies aus dem Eierstock und Aussenfollikel soll durch die Elasticität der oben bereits beschriebenen Membrana propria, die die Ovarial- und Aussenfollikelwand überzieht, herbeigeführt werden. Später schnürt sich die verdickte, ausgebuchtete Partie der Eierstockswand, das Corpus luteum, vom Ovarium ab und degenerirt allmählich. Dabei sollen phagocytäre Zellen in Thätigkeit treten.

Fig. 150.



Querschnitt durch einen reifen Eierstock einer *Distaplia occidentalis*. (Nach Bancroft.) $^{530}/_{1}$. *bg* = Bindegewebszellen an der Ovarialwand; *cl* = sog. Corpus luteum; *ec* = ektodermales Hautepithel; *mb* = Membrana propria oder Basalmembran des Eierstocks; *oh* = Ovarialhöhle; *ov* = Ovarialwand resp. Eier.

4. Die Entwickelung der Eizelle (Ovocytenzelle). Die zu Eizellen werdenden Elemente des Keimepithels vergrössern sich während des Aufenthalts im Ovarium um ein Mehrhundertfaches an Volumen, wie sich leicht für *Clavelina* aus Textfig. 135, p. 632, entnehmen lässt. Dabei verändert sich in bemerkenswerther Weise nicht nur der Zellkörper, sondern auch der Kern. In den jüngsten Eizellen, die als solche gegenüber den indifferenten Elementen des Keimepithels zu unterscheiden sind, führt das Protoplasma sehr häufig zahlreiche gröbere Granula, die, in ähnlicher Weise wie Chromatinkörner, leicht färbbar sind, in älteren Eiern aber allmählich verschwinden sollen, wenn die Dotterkugeln auftreten. Diese erscheinen gewöhnlich, wenn etwa der Durchmesser des Eies die Hälfte seiner vollen Grösse erlangt hat, ungefähr zur Zeit, wenn die Testazellen auftreten. Zumeist bilden sich die Dotterelemente zuerst central in der Nähe des Keimbläschens (*Ciona*), oft auch zuerst peripher (*Clavelina*, *Distaplia occidentalis*), seltener im ganzen Plasma gleichzeitig (*Distaplia magnilarva*). Das reife Ei ist stets mit Dotterkugeln dicht erfüllt, und es ist bereits oben (p. 710) bemerkt worden, dass bei einigen Ascidien auch die Testazellen solche Dotterschollen in sich aufnehmen und allmählich verarbeiten sollen.

Bevor die Dotterkugeln auftreten, lassen sich häufig im jungen Ascidienei (*Ciona*, *Styelopsis*, Botrylliden) die sog. intravitellinen

Körper (Floderus) beobachten. In ganz jungen Stadien der Eibildung, vor vollständiger Ausbildung des primären Follikels, scheinen sie niemals aufzutreten, ebenso fehlen sie in alten Eiern. Sie finden sich häufig nur in der Einzahl, besonders bei *Ciona*, aber oft auch in der Mehrzahl und haben eine sehr verschiedene Form und Grösse; mitunter kommen sie dem Keimbläschen an Umfang gleich. Zumeist liegen sie ziemlich central im Ei, zuweilen aber auch peripher. In ihrer Färbbarkeit sowie in den übrigen Reactionen zeigen sie grosse Uebereinstimmung mit den Nebennucleolen, und Floderus glaubt mit Roule, dass sie aus solchen in der That auch hervorgehen. Die aus dem Keimbläschen ausgewanderten Nebennucleolen oder Theile dieser bezeichnet er ohne Weiteres als „Chromatinkörper", und gelegentlich beobachtete er, wie die chromatischen Nebennucleolen nach Durchsetzung der Kernmembran im Eiplasma sich mit einer hellen Zone umgeben. Ein solches Austreten von Chromatinelementen hatte bereits Fol (1877) gesehen; irrthümlicher Weise brachte er aber damit die Bildung von Follikelzellen in Zusammenhang (vgl. oben p. 704). Die Bedeutung dieser intravitellinen Körper ist durchaus nicht klargestellt. Floderus vergleicht sie mit „Dotterkernen" oder „Nebenkernen" oder „besser noch mit Sphären oder Theilen von solchen".

Ueber die Ausbildung und den Bau des Keimbläschens lauten die Angaben in vielen Einzelheiten controvers. Sehr frühzeitig erscheint der Kern der jugendlichen Eizellen (Ovocytenzelle) in der typischen Gestalt des Keimbläschens mit achromatischer Kernmembran, Liningerüst, grossem Nucleolus und reichem Kernsaft; die Kugelform des Bläschens verliert sich erst dann, wenn das Ei seiner Reife nahe ist, indem unter Schrumpfung der Kernmembran amöboide Formveränderungen auftreten. Im Allgemeinen bleibt das Wachsthum des Keimbläschens von dem Stadium an, in welchem der Primärfollikel fertig gebildet ist, hinter der Grössenzunahme der Gesammteizelle etwas zurück.

Die Kernmembran, der Kernsaft und das Liningerüst bieten im Ascidienei keine Besonderheiten dar. Im achromatischen Gerüst und an der Kernmembran liegen zahlreiche kleine Körnchen, die sich in Hämatoxylin stark, bei Doppelfärbung mit Safranin und Gentianaviolett in letzterem nur schwach färben. Aus ihnen bilden sich nach Julin später die Chromosomen. Im Nucleolus fand Floderus bei *Ciona* eine centrale, aus achromatischer Substanz (Paranuclein) bestehende Partie und eine periphere, chromatische, die er mit dem Chromatin im Liningerüst vollständig identificirt. Julin dagegen lässt den Nucleolus des *Styelopsis*-Eies ganz und gar aus Paranuclein bestehen und später schwinden, während im stricten Gegensatz dazu Davidoff das gesammte Chromatin des Kerns lediglich im Nucleolus suspendirt sein liess (*Distaplia*), da alle anderen Kerntheile nur transitorische Bedeutung besitzen. Bancroft (1899), der sich zuletzt am eingehendsten mit der Entwickelung der Eizelle beschäftigt hat, konnte über den Chemismus des Nucleolus zu keiner vollen

Gewissheit gelangen, da die verschiedenen Tinctionsmittel, die als Specifica für den Nachweis des Nucleins gelten, zu sich widersprechenden Ergebnissen führten. Bei der List'schen Eisenchlorid-Berlinerblau-Reaction färbten sich nur die centralen Körnchen des Nucleolus, wenn auch nicht immer alle ganz gleichmässig, und erwiesen sich dadurch als Paranuclein, während die Randzone farblos blieb wie Nuclein und verwandte Stoffe. Andererseits färbten sich in Methylgrün und Säurefuchsin ebenfalls nur die centralen Körnchen ganz so wie Nuclein, während die Randschicht des Nucleolus sich wie Paranuclein verhielt.

Im Keimbläschen junger Eier, die unmittelbar vor der Dotterschollenbildung stehen, beobachtet man häufig Nebennucleolen (Flemming). Selten fehlen sie gänzlich *(Clavelina)*, meist finden sie sich in der Ein- oder Zweizahl *(Ciona)*, zuweilen zählt man drei *(Ascidiella patula)*, selten viele, etwa bis ein Dutzend (*Corella parallelogramma*). Sie stammen wahrscheinlich vom Nucleolus ab und dürften, wenngleich auch ihr Verhalten gegenüber den Farbstoffen nicht immer constant das gleiche ist, aus Chromatin bestehen. Diese Nebennucleolen sind es, die nach der Durchwanderung der Kernmembran im Eiplasma zu den intravitellinen Körpern werden (Floderus).

Wäre wirklich, wie Davidoff und andere angenommen haben, das gesammte Cromatin des Kerns im Nucleolus enthalten, und zwar in den centralen Körnchen, von denen einige später zu Nebenkernen und weiterhin zu intravitellinen Körpern werden, so liesse sich kaum verstehen, wenigstens nicht ohne Zuhilfenahme sehr unwahrscheinlicher Hypothesen, wie die für die verschiedenen Arten characteristische Chromosomenzahl im Ei gewahrt bleiben könnte. Zwar hat man bekanntlich unter der Voraussetzung, dass in der ersten Richtungsspindel bereits die Chromosomen in der reducirten Zahl auftreten, auf früheren Stadien nach der Ausstossung chromatischer Elemente gesucht, und es läge dann vielleicht nahe, die Auswanderung der Nebennucleolen in diesem Sinne zu deuten. Allein wenn man die oben mitgetheilten Thatsachen überdenkt, dass die Nebennucleolen und intravitellinen Körper häufig vollkommen fehlen, in anderen Fällen in sehr verschiedener Zahl und Grösse auftreten, so wird jener Vorgang kaum eine Halbirung der Chromosomenzahl zur Folge haben können; vielmehr müssten auf diesem Wege häufig nebst einer wechselnden Zahl ursprünglicher vollständiger Chromosomen mehr oder minder viel grössere und kleinere Theilstücke von solchen Elementen aus dem Keimbläschen entfernt werden.

c. Die Spermatozoen und ihre Entstehung.

Die reifen Samenkörper der Ascidien scheinen ausnahmslos den Typus von Geisselzellen aufzuweisen (vgl. Fig. 1 u. 2, Taf. XXIX). Bis etwa vor einem Jahrzehnt unterschieden alle Autoren nur zwei Abschnitte am Spermatozoon: den Kopf und Schwanzfaden, die völlig einheitliche, un-

getheilte Stücke zu sein schienen. E. Ballowitz (1894) hat den Nachweis geführt, dass der Bau des Spermatosoms ein complicirterer ist (*Ciona intestinalis*), obwohl er ein „Verbindungsstück" oder Mittelstück, das sich zwischen Kopf und Schwanz einschiebt, nicht auffinden konnte. Der Spermakopf hat eine verschiedene Gestalt. Zuweilen ist er einfach stäbchenförmig (*Polycarpa varians*, Fig. 1, *A*, Taf. XXIX), manchmal am freien Ende ein wenig zugespitzt, oder auch verdickt (*Styela plicata*, Fig. 1, *B*). Die Abbildungen zeigen die Spermatozoen auch ein und derselben Art häufig etwas verschieden, und es mögen vielleicht auch in der That solche individuelle Unterschiede vorkommen, wie sie z. B. Roule (1885) gezeichnet hat. Indessen rühren manche Verschiedenheiten zweifellos daher, dass der Spermakopf nicht einfach gerade und stäbchenförmig gestaltet ist und daher bei Betrachtung von verschiedenen Seiten ein wechselndes Aussehen zeigt. Die Spermatozoen einer Helgoländer, nicht näher bestimmten *Phallusia* (wahrscheinlich wohl *Ascidia*) fand Ballowitz ebenfalls durch einen stäbchenförmigen Kopf ausgezeichnet. Oft geht die Stäbchenform durch ansehnlichere Verdickung der Mittel- oder Basalpartie in eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte Spindel- oder Lanzettform über, und auch in diesen scheinen individuelle Unterschiede zu bestehen (*Cynthia papillosa*, *Molgula roscovita*, Fig. 1, *C* u. *D*, Taf. XXIX). Häufiger ist der Kopf linsenförmig geformt, und dann bietet er, wenn man ihn um 90° dreht, ein ganz anderes Bild. Die Linsenoberfläche kann sich auf der einen Seite concav einkrümmen, während sie auf der andern convex gewölbt erscheint (*Ciona intestinalis*, Fig. 2). Bei Kantenansicht des Kopfes tritt das sehr deutlich hervor, während in der Flächenansicht bei gewisser Tubuseinstellung ein heller, dellenartiger Fleck erscheint, der an die Delle der rothen Blutkörperchen der Säugethiere erinnert. Uebrigens variirt der Umriss der Linsenscheibe in seiner Form; meist ist er stark längselliptisch, zuweilen mehr rundlich.

Im Spermakopf erscheint die chromatische Substanz des Kerns durchaus einheitlich und homogen; sie füllt den Kopf fast vollkommen aus und ist allseitig nur von einer dünnen Protoplasmaschicht umhüllt, während eine besondere Kernmembran um den Chromatinkern nicht mehr nachweisbar ist. Der Plasmamantel des Kopfstückes setzt sich nach hinten in die periphere Schicht der Schwanzgeissel fort, während er vorn das Spitzenstück als eine äusserst zarte Lage überzieht.

Am vordersten Ende des Kopfes liegt das Spitzenstück. Im lebenden Spermatosom tritt es als ein stark glänzendes, kurzes, stiftartiges Körperchen hervor; in Anilinfarblösungen tingirt es sich zunächst, verblasst aber bald, während der Kopf noch intensiv gefärbt bleibt (Ballowitz). Bei *Styelopsis* fand Julin gelegentlich das von einer Protoplasmaschicht umhüllte Spitzenstück (corpuscule) am hinteren Ende des Spermakopfs gelegen, glaubt aber, dass es später, in Folge dieser abnormalen Lage gänzlich abgeworfen würde. Entwickelungsgeschichtlich

stammt das Spitzenstück aus dem Centrosom der Spermatidenzelle her und hat demnach für die Befruchtung und die Bildung der ersten Furchungsspindel eine hohe Bedeutung.

Während bei der Untersuchung der freien Spermatozoen im lebenden und conservirten Zustand immer nur diese beiden Abschnitte des Spermakopfes nachweisbar zu sein scheinen, fand Hill (1896) den Kopf unmittelbar nach seinem Eintritt in das Eiplasma complicirter gebaut. Es wird weiter unten (p. 728) auf diesen Gegensatz noch zurückzukommen sein, und ich möchte hier nur vorweg bemerken, dass dann ein besonderes achromatisches Mittelstück vorhanden sein soll (vgl. Fig. 8, *A*, Taf. XXIX). Auch Golski (1899) beschreibt ein besonderes Mittelstück, das aber hinter dem Spermakopf liegt, und nimmt an, dass es weiterhin die beiden Centrosomata der Furchungsspindel bilde.

Wie erwähnt, wurde von Ballowitz, im Gegensatz zu Hill und Golski, ein besonderes Mittelstück weder im Kopf noch hinter ihm beobachtet, dagegen fand er, dass das Vorderende des Axenfadens der Geissel ein kleines Endknöpfchen trägt, das erst dann deutlich sichtbar wird, wenn der Kopf abgefallen oder aufgelöst ist (Fig. 2, *D*, Taf. XXIX). Ob dieses Gebilde allgemein verbreitet vorkommt und welche Bedeutung es hat, ist unbekannt.

Der Schwanz oder die Geissel der Samenkörper zeigt stets eine ansehnliche Länge, die die des Kopfes um ein Vielfaches übertrifft. Den feineren Bau dieses Gebildes hat besonders Ballowitz erforscht. Die Mitte der Geissel wird vom Axenfaden durchsetzt, der allseitig von einer feinen protoplasmatischen Mantelschicht bedeckt wird; nur das hinterste Ende des Axenfadens tritt als Endstück aus der Randschicht frei heraus und ist in der Regel als ein deutlich abgesetzter Geisselabschnitt leicht nachweisbar. Der Protoplasmamantel löst sich in macerirenden Agentien leicht auf, so dass der Axenfaden in seiner ganzen Länge frei wird und bald selbst in eine Anzahl Elementarfibrillen zerfällt. Eine mehrtägige Einwirkung von 3procentiger Kochsalzlösung reicht hin, diesen Zerfall zu bewerkstelligen. Bei *Ciona* scheinen etwa 5—6 solcher Elementarfibrillen den Axenfaden zusammenzusetzen; bei noch unvollständiger Maceration kann das Spermatozoon auch nur zweischwänzig erscheinen.

Eine ganz genaue und eingehende Behandlung der Vorgänge, die sich bei der Genese der Spermatozoen abspielen, die Umbildung der Ursamenzellen zu Spermatocyten und deren Theilungen zu Spermatidenmutterzellen und Spermatiden, liegt ausserhalb des Rahmens der Darstellungen dieses Werkes. Die älteren Angaben von Lacaze-Duthiers (1874) über *Molgula roscovita* und Roule (1884) über *Ciona intestinalis* befriedigen ohnehin jetzt nicht mehr die erhöhten Ansprüche auf Genauigkeit bei der Untersuchung der Spermatogenese einer Thierform, und neuere vollständige Untersuchungen, über die hier berichtet werden müsste,

liegen meines Wissens, abgesehen von den Beobachtungen Julin's (1893) an *Styelopsis*, nicht vor. Ich werde mich daher hier fast ausschliesslich an diese zu halten haben, obwohl sie nicht in allen Puncten mit den für die Spermatogenese anderer Thiere bekannt gewordenen Thatsachen übereinstimmen, die Beschreibung auch leider durch keine Abbildungen veranschaulicht wird.

In den meisten Fällen kann man sich leicht davon überzeugen, dass in den einzelnen Hodenbläschen der männlichen Geschlechtsorgane die Ausbildung zu Spermatozoen im Centrum am weitesten vorgeschritten ist. Denn hier beobachtet man oft schon Mengen reifer Samenkörper, während peripher die Ursamenzellen und alle folgenden Stadien der Theilungen nebeneinander angetroffen werden können. Es scheint, dass die Zellen in den Randzonen der Hodenbläschen lange Zeit hindurch ihre lebhafte Theilung fortsetzen, so dass selbst bei sehr reichem Samenverbrauch eine Verödung der Follikel nicht so leicht eintritt. Diese erfolgt übrigens wohl zumeist nicht erst dann, wenn das ganze Material an Ursamenzellen und Spermatogonien verbraucht ist, sondern es finden sich, wenn die Zeit der Geschlechtsreife vorüber ist, immer noch in den Hodenfollikelwänden viele Zellen, die einer Degeneration verfallen.

Wenn die Hodenfollikel eine gewisse Grösse erreicht haben, sind sie mehrschichtig geworden. Abgesehen von einem nicht immer constant anzutreffenden äusseren flacheren Epithel (vgl. oben, p. 658), dessen Zellen für die Samenbildung nicht in Betracht kommen, erscheinen die die Samenzellen producirenden Elemente häufig in zwei Lagen angeordnet. In der peripheren Schicht (assise profonde ou basale) führen die Zellen in älteren Follikeln zumeist ruhende Kerne, während sie in ganz jungen ebenfalls in lebhafter Theilung begriffen waren und die mehr central gelegenen Zellen hervorgehen liessen. Auch später können sie, wenn die Innenzellen des Hodenfollikels bei der Spermatogenese grösstentheils verbraucht sind, wieder in Action treten und mit der Bildung von Spermatogonien beginnen. Diese bilden die Innenlage des Follikels (assise superficielle) und liegen in älteren und grösseren Hodenbläschen selbst wieder in zahlreichen Schichten mehr oder minder regelmässig angeordnet, indem sie die Hodenhöhlungen oft zum grössten Theil ausfüllen. Die Zellen befinden sich in lebhaften Theilungen, und zuweilen erfolgen diese im ganzen Bereich eines Follikels so gleichmässig, dass die Zellen, deren Kerne auf gleichen Phasen der mitotischen Theilung stehen, auch ziemlich genau in einer Schicht angeordnet sind. Man erhält dann in Hodendurchschnitten Bilder, wie sie in ganz übereinstimmender Weise aus vielen Thiergruppen bereits längst bekannt sind. Julin hat diese Innenzellen als Ursamenzellen (cellules spermatiques primordiales) oder auch kurzweg als Keimzellen (cellules germinatives) bezeichnet und nur die Elemente, die aus den letzten normalen Zweitheilungen dieser Keimzellen resultiren und sich zunächst nicht gleich wieder theilen, sondern direct in die Spermatocyten verwandeln, Spermato-

gonien genannt. Diese Art der Anwendung des Namens „Spermatogonien" widerspricht aber dem herkömmlichen Gebrauch, dem zufolge die Mutterzellen der Spermatocyten, also Julin's cellules spermatiques primordiales, so bezeichnet werden müssten. In einer ähnlichen Weise hat Julin auch den Begriff „Ovogonie" umgeändert, indem er — wie oben (p. 702) bemerkt wurde — die junge Ovocytenzelle mit diesem Namen bezeichnete.

Bei den Theilungen der die Innenlage des Follikels bildenden Spermatogonien treten die bekannten Erscheinungen auf: mitotische Kerntheilung mit deutlicher Spindel, an den Polen dieser Centrosomata und Polstrahlungen. Zahlreiche Zellgenerationen können sich auf diese Weise folgen, bis endlich die jungen Spermatocyten (spermatogonies Julin's) aus der letzten Zweitheilung hervorgehen.

In den jungen Spermatocyten erscheint bald der Kern auf dem Ruhestadium. Er ist verhältnissmässig sehr gross, so dass der Zellkörper um ihn herum nur eine dünne Hülle bildet, und zeigt die chromatischen Mikrosomen vorwiegend peripher, an der achromatischen Kernmembran angeordnet. Während Zellkörper und Kern ziemlich gleichmässig sich vergrössern, bilden sich in dem letzteren neben dem Nucleolus durch Contraction des mit Chromatinkörnern durchsetzten Gerüstwerkes die „primären Chromosomen" aus. Bei *Styelopsis* erscheinen vier chromatische Schleifen, die beiden Aeste einer jeden Schleife legen sich dicht aneinander und verschmelzen, so dass vier stäbchenförmige Chromosomen entstehen. Der Nucleolus soll den Kern verlassen und zum Centrosom werden, das sich sehr bald in zwei Theile spaltet.

Die Theilung des Centrosoms deutet bereits die folgende Vermehrung der Spermatocyten an; sie erfolgt in der wesentlich gleichen Weise wie bei allen anderen Thieren. An den Polen der Theilungsspindeln liegen Centrosomen, von denen Strahlungen ausgehen, und zwar folgen zwei Kerntheilungen unmittelbar aufeinander, ohne dass ein Ruhestadium sich dazwischen einschöbe. Nachdem die den Kerntheilungen entsprechenden Furchungen des Zellkörpers eingetreten sind, erscheint jede Spermatocyte in vier gleich grosse Zellen, die Spermatiden, zerlegt, die im Momente ihrer Entstehung in der That auch zu Vierergruppen vereinigt sind. Durch die erste Zweitheilung der Spermatocyte sind die beiden Spermatidenmutterzellen entstanden, und die vier Chromosomen der ersteren *(Styelopsis)* haben sich so vertheilt, dass jede der letzteren zwei primäre Chromosomen erhält. Bei der folgenden Theilung der beiden Spermatidenmutterzellen jeder Gruppe zu den vier Spermatiden übernimmt jede dieser einen Chromatinstab, der natürlich als perennirendes Gebilde erhalten bleibt, während das Centrosom, das bei der letzten Theilung der Spermatidenmutterzelle an jedem Spindelpol ganz deutlich war, in den Spermatiden bald vollkommen schwinden soll (Julin).

Die Umbildung des Spermatids zum Spermatosom erfolgt, nachdem die Zelle einen ruhenden Kern gebildet hat. Dieser

bläschens, im Kern der Eimutterzelle und des ersten Richtungskörpers, die gleiche Zahl der Chromosomen vorhanden sei, wie im Ovocytenkern selbst, nämlich 8 oder 9, und dass bei der Richtungsspindelbildung früher oder später eine Längsspaltung der Chromosomen eintritt. In diesen Fällen würde die Aequationstheilung noch reiner zum Ausdruck gelangen.

In einer ähnlichen Weise schildert auch Crampton (1898) die Bildung des ersten Richtungskörpers, nur findet er bei *Molgula Manhattensis* in der Polzelle sowie im provisorischen Eikern 16 Chromosomen.

Nach Ausstossung des ersten Richtungskörpers pflegt man die noch nicht voll gereifte Eizelle zumeist als Ovocytenzelle zweiter Ordnung oder Eimutterzelle, ihren Kern als provisorischen Eikern zu bezeichnen. Dieser letztere verwandelt sich bei Ascidien, wie es ja zumeist im Thierreich der Fall ist, nicht erst in ein ruhendes Stadium, sondern bildet sofort die zweite Richtungsspindel, die, wie die erste, weder Centrosomen, noch Polstrahlungen zeigt. Das Ergebniss dieser Theilung ist eine abermalige Halbirung der chromatischen Substanz für das zweite Richtungskörperchen einerseits und für den Kern der definitiven, reifen Eizelle, d. h. den Eikern oder weiblichen Pronucleus andererseits.

Bei *Styelopsis* sollen sich die 4 secundären Chromosomen des provisorischen Eikerns in der Weise auf die Tochterkerne vertheilen, dass jeder von diesen 2 erhält, und damit würde sich die Bildung des zweiten Richtungskörpers von einer typischen Reductionstheilung der chromatischen Substanz begleitet erweisen. Bei *Phallusia mammillata* müsste aber auch die Theilung der zweiten Richtungsspindel sowie die der ersten lediglich eine Aequationstheilung sein; denn wenn es zutreffend ist, dass, wie Hill abbildet (vergl. Fig. 3, Taf. XXIX), die zweite Polzelle ebenfalls 8 Chromosomen von der gleichen Beschaffenheit wie die in dem ersten Richtungskörper enthält, so erfolgte im Chromatin des provisorischen Eikerns wahrscheinlich eine zweite Längsspaltung, um die Theilstücke für die Tochterkerne zu beschaffen.

Nach den Beobachtungen von Crampton sollen sich bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers von den 16 Chromosomen des provisorischen Eikerns 8 aus dem Ei entfernen und 8 in den weiblichen Vorkern übergehen, und das würde auf eine Reductionstheilung hindeuten. Allein es bleibt die Frage, ob nicht sowohl die 16 Chromosomen des provisorischen Eikerns, als die der ersten Polzelle nur als 8 primäre Elemente zu deuten seien, die sehr frühzeitig — im Sinne Boveri's — eine doppelte Längsspaltung erfahren haben. Dann kämen auch bei *Molgula* während der Eireifung nur Aequationstheilungen vor, und die Chromosomen fänden sich bereits im Ovocytenkern in reducirter Anzahl vor. Diese Deutung wird unterstützt durch die freilich nicht ganz sicher hingestellte Angabe Bancroft's (1899), dass bei *Distaplia occidentalis* im Ovocytenkern 12 viergespaltene Chromosomen (Tetraden) enthalten seien.

Die oben mitgetheilten Ergebnisse von Julin's Untersuchungen über die Bildung der Richtungskörperchen bei *Styelopsis* stehen in einem bemerkenswerthen Gegensatz zu den Angaben desselben Forschers über die Spermatogenese (vergl. oben p. 719 u. fg.). Während in der Spermatocytenzelle nur vier Chromosomen vorhanden sind, die während der folgenden Kern- und Zelltheilungen sich einheitlich und ungespalten erhalten, erfolgt bereits in der dem Spermatocyten gleichwerthigen weiblichen Ovocytenzelle eine Trennung der vier „primären" Chromosomen in acht „secundäre". Da bei den weiteren, zweimal aufeinanderfolgenden Theilungen sowohl der weiblichen wie männlichen Stammzellen keine Spaltung der Chromosomen mehr eintritt und auf jede der vier Zellen der Enkelgeneration genau der vierte Theil des Chromatins übergeht, führt jede Spermatide, sowie auch später noch das Spermatozoon, nur 1 primäres Chromosom, die reife Eizelle im weiblichen Vorkern aber 2 secundäre. Erst nachdem das Spermatozoon das Ei befruchtet hat, bilden sich aus dem Spermakopf 2 chromatische Stäbe. Die Längsspaltung der Chromosomen, die bei den weiblichen Geschlechtszellen bereits in den Ovocyten erfolgt, erscheint also in den männlichen Zellen beträchtlich verspätet erst im männlichen Vorkern (vergl. weiter unten p. 730).

Gleichzeitig mit der Theilung der zweiten Richtungsspindel scheint eine Zweitheilung der ersten Polzelle vorkommen zu können. Allerdings lässt sich ein solcher Vorgang nur aus einer Abbildung, die Hill gegeben hat, für die *Phallusia* erschliessen; weder Boveri noch Julin erwähnen ihn, wohl aber Golski für die *Ciona*. Davidoff (1889) hatte anfänglich bei *Distaplia magnilarva* nur einen Richtungskörper beobachtet, später aber fand er (1890) noch einen zweiten, dessen Herkunft sich nicht feststellen liess: „es fragt sich immerhin, ob die 2 Körper nicht möglicherweise aus der Theilung eines einzigen hervorgegangen sind".

b. Die Befruchtung.

Wie schon Krohn (1852) bekannt war, gelingt bei den grösseren Ascidien die künstliche Befruchtung im Allgemeinen sehr leicht, wenn die Zeit der Geschlechtsreife für die Art eingetreten ist. Zahlreiche Ascidien werfen ziemlich gleichzeitig Eier und Sperma aus, und im Wasser der Aquarien vollzieht sich dann leicht die Befruchtung ohne jedes Eingreifen des Beobachters. Werden aber ganz genaue Zeitangaben für den Ablauf der ersten Entwickelungsvorgänge, im Besonderen für die einzelnen Phasen der Kerncopulation gefordert, so wird man es vorziehen, die künstliche Befruchtung auszuführen, als abzuwarten, bis die Thiere freiwillig ihre Geschlechtsstoffe ausstossen. Das Letztere geschieht zwar zuweilen mit grosser Regelmässigkeit immer nur zu ganz bestimmten Tagesstunden. So fand Castle (1896), dass *Ciona intestinalis* stets nur 1—1$^1/_2$ Stunden vor Sonnenaufgang*) und *Molgula Manhattensis* ebenfalls

*) Ich darf an dieser Stelle wohl daran erinnern, worauf ich schon oben (p. 321) hingewiesen habe, dass — wie Castle beobachtete — die in den Aquarien gehaltenen *Ciona*

grenzt sich durch eine sehr feine, achromatische Membran gegen das Zellplasma ab, füllt sich mit Kernsaft zwischen den Lückenräumen des achromatischen Gerüstwerks, während sich das einzige Chromatinstäbchen in zahlreiche, regellos im Kern zerstreute chromatische Mikrosomen auflöst. Auf diesem Stadium fehlt jede Spur des Centrosoms, auch später noch, wenn die Mikrosomen, besonders peripher, an der Kernmembran in dichter Menge sich angesammelt haben. Erst wenn der Kern eine Sichelform angenommen hat und fast gleichmässig, homogen von chromatischer Substanz erfüllt erscheint, tritt an seiner Peripherie, aber noch innerhalb der Kernmembran, ein kleiner Körper auf, der seinem Verhalten gegen Farbstoffe nach aus Paranuclein besteht. Während die Kernmembran schwindet, rückt der Paranucleinkörper in den Zellkörper hinein, woselbst er zunächst an der concaven Seite des Kerns liegen bleibt. Wenn der Kern sich zum Spermakopf ausgebildet hat und nur noch durch einen sehr feinen Plasmaüberzug bedeckt wird, liegt jener Körper als das Spitzenstück am vordersten Kopfende und repräsentirt das Centrosom der männlichen Geschlechtszelle. Der Haupttheil des protoplasmatischen Körpers der Spermatidenzelle hat sich zur Schwanzgeissel des Spermatosoms ausgezogen. Genauere Angaben über die Art und Weise der Bildung des Axenfadens fehlen.

2. Die Reifung und Befruchtung des Eies.

a. Die Eireifung.

Der am Schlusse des vorhergehenden Abschnitts beschriebenen Entwickelung der vier Spermatiden aus der Spermatocyte entspricht, wie allgemein anerkannt ist, die Bildung der Polzellen oder Richtungskörper aus dem Ei. Jedoch bestehen gerade bei den Ascidien zwischen beiden Vorgängen nicht unbedeutende Unterschiede, und ich werde im Folgenden bei der Besprechung der Eireifung mehrfach darauf aufmerksam machen müssen, dass die ungleichmässigen Theilungen, die die Ovocytenzelle betreffen, und die zur Sonderung der Richtungskörper und zur definitiven oder reifen Eizelle führen, von der geschilderten Spermatidenbildung sich unterscheiden.

In einem früheren Abschnitt (p. 700 u. fg.) habe ich die Entwickelung der Eizelle oder, genauer ausgedrückt, der Ovocytenzelle, bis zu dem Stadium vor Ausstossung der Richtungskörper bereits behandelt, und solange das Ei im Eierstock steckt, verharrt es in der Regel auch auf dieser Ausbildungsstufe, ohne in seine Reifungsperiode einzutreten. So wie es Julin für *Styelopsis* beobachtete, fand ich es auch bei *Ciona* und *Clavelina*, dass nämlich die Richtungskörperbildung erst dann eintritt, wenn das Ei das Ovarium verlassen hat und in den Eileiter oder gar in den Peribranchialraum resp. in die Cloake übergetreten ist. Bei *Phallusia mammillata* wird sogar nach Hill (1896) das erste Richtungs-

körperchen nicht früher ausgestossen, als bevor die Eier das Mütterthier verlassen haben und in das Wasser gelangt sind. Im Gegensatze zu diesen Befunden trafen Van Beneden und Julin (1886), wie ihre Abbildung Fig. 14, Taf. XV, beweist, wohl ausgebildete Polzellen bereits am Eierstocksei der *Clavelina*, und darnach möchte es scheinen, als ob eine gewisse Variabilität in Bezug auf den Zeitpunct der Eireifung vorhanden sei.

Bevor noch das Keimbläschen zur ersten Richtungsspindel sich verwandelt, vollziehen sich im Chromatin des Kerns Veränderungen, die von den Umbildungen im Spermatocytenkern verschieden sind. Denn während in diesem aus dem ruhenden Stadium bei *Styelopsis* nur 4 primäre Chromosomen hervorgehen, die ungetheilt bleiben, bilden sich im Ovocytenkern nur vorübergehend die 4 primären Chromosomen aus, um sehr bald durch Längsspaltung in 8 secundäre zu zerfallen, die mannigfache Formveränderungen durchlaufen sollen, bevor die Spindel fertig gebildet und zur Theilung reif ist. Während im Keimbläschen der Nucleolus vollkommen schwindet und auch die Kernmembran rückgebildet wird, liegen die 8 Chromosomen als kurze, gleichmässig dicke Stäbchen oder schleifenähnliche Gebilde regellos vertheilt im achromatischen Kerngerüst. Daher enthält auch die erste Richtungsspindel 8 Chromosomen, während die Theilungsspindel der Spermatocyten nur 4 primäre besass. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass, wie schon Boveri (1890) für *Ascidia mentula* feststellte, den Richtungsspindeln Centrosomata und Polstrahlungen fehlen, die bei den zur Samenbildung führenden Theilungen deutlich hervortreten. Boveri zählte in der Richtungsspindel dieser Ascidie 9 Chromosomen, und Hill fand bei *Phallusia mammillata* 8 Chromatinkörner sowohl im ersten wie im zweiten Richtungskörper (vergl. Fig. 3, Taf. XXIX).

Ganz anders lauten allerdings die Angaben von Golski (1899) über die Reifung des Eies der *Ciona intestinalis*. Die Richtungsspindeln, die hier sehr klein sind und erst nach dem Eintritt des Spermatozoons ins Ei an die Peripherie rücken, besitzen kleine Centrosomata und zeigen eine Centralspindel und Zwischenkörperchen. Die Spindelaxe steht zuerst tangential, dann radiär.

Bei der Bildung der ersten Polzelle und Halbirung der Richtungsspindel enthält nach Julin jeder neue Kern 4 secundäre Chromosomen. Obwohl es durch die directe Beobachtung nicht erwiesen ist, darf man es doch wohl als sehr wahrscheinlich annehmen, dass bei dieser Theilung immer die beiden secundären Chromosomen, die vorher ein primäres Stäbchen zusammensetzten, nach verschiedenen Richtungen auseinanderweichen und in die verschiedenen Zellen übergehen. Dann würde die Entstehung des ersten Richtungskörperchens eine Aequationstheilung der vier primären Chromosomen herbeiführen. Im Gegensatz zu dieser Darstellung Julin's für *Styclopsis* deuten Boveri's und Hill's Befunde bei andern Ascidien darauf hin, dass in den Tochterkernen des Keim-

Thieres mit dem Samen desselben vermischt, so erwiesen sich von den Eiern aller 10 Thiere im Durchschnitt nur 6 % befruchtet; von den Eiern eines Thieres wurden 50 % besamt, von denen 5 anderer nur ½ %—4 %, und die Eier von 4 Thieren blieben sämmtlich unbefruchtet. Etwas günstiger gestaltete sich das Ergebniss, wenn mit frisch dem Meere entnommenen Individuen experimentirt wurde; die künstliche Selbstbefruchtung gelang dann bei 9,4 % der Eier, aber die Höchstzahl der besamten Eier belief sich auch hier nur in einem Thier auf 50 %. Mit meinen Befunden an der Triester *Ciona* stimmen diese Ergebnisse nicht ganz überein, denn ich habe im Sommer 1882 und 1883 bei künstlicher Befruchtung der Eier eines Thieres mit dessen Sperma viel günstigere Entwickelungsbedingungen gefunden, und das Gleiche bemerkt Driesch (1897) für *Ciona*, *Phallusia* und eine *Cynthia*, bei denen Selbstbefruchtung über 90 % entwickelungsfähige Eier ergab.

Bei künstlicher Kreuzbefruchtung entwickelten sich, wenn Thiere verwendet wurden, die bereits einige Tage in den Aquarien zugebracht hatten, 90 %; wurde dagegen mit ganz frischen Exemplaren experimentirt, so schlug die künstliche Befruchtung niemals fehl, und es wurden sämmtliche Eier besamt (Driesch). Es ist das ein Zeichen dafür, dass die Geschlechtsorgane sich auf der Höhe ihrer Thätigkeit befinden.

Die Thatsachen, die sich für die Befruchtung bei *Ciona* aus den oben mitgetheilten kleinen Tabellen ergeben, stimmen mit den älteren Angaben Kowalevsky's (1866) und den Befunden auch anderer Autoren nicht ganz überein. Kowalevsky fand zunächst bei *Phallusia mammillata*, dass nur bei ganz frischen Thieren die künstliche Befruchtung sich leicht ausführen lässt, während sie später oft missglückt. „Als ich 8 Stunden darauf noch eine zweite Befruchtung anstellte, ... fiel es mir auf, dass sich viele Eier nicht entwickelten. Am nächsten Morgen erwies es sich bei einem abermaligen Befruchtungsversuche mit Ascidien, die nicht länger als 24 Stunden in sehr grossen Gläsern mit Meerwasser zugebracht hatten, dass sich kein einziges Ei mehr entwickelte, obgleich an den Thieren selbst gar nichts Besonderes zu bemerken war, sondern sie ganz so aussahen, wie die frisch gebrachten." Und ganz Aehnliches berichtet er für *Ciona intestinalis*; auch hier fand er, „dass bei den Thieren, die einige Stunden in Gläsern zugebracht hatten, besonders wenn das Wasser nicht oft verändert wurde, die Eier ihre Entwickelungsfähigkeit verloren, obgleich an den Ascidien selbst nicht das geringste Zeichen des Absterbens zu sehen war." Aehnliche Erfahrungen wird man leicht auch bei entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen in anderen Thierklassen machen können, und namentlich viele Echinodermen gestatten bekanntlich nur dann mit Sicherheit die künstliche Befruchtung auszuführen, wenn vollständig lebenskräftige, frisch dem Meere entnommene Exemplare zur Verfügung stehen. Die *Ciona* habe ich dagegen nicht so empfindlich gefunden, unter der Voraussetzung allerdings, dass die Thiere auf der Höhe

ihrer Geschlechtsthätigkeit standen. Das folgt auch aus den Angaben Castle's, dass noch nach sechstägiger Gefangenschaft sämmtliche Thiere lauter befruchtungsfähige Eier auswarfen, während ein Paar derselben Exemplare am zweiten Tage sich steril verhalten hatte. Die isolirt gehaltenen Individuen erzeugten allerdings am 6. Tage keine Eier mehr, die von dem aus derselben Zwitterdrüse stammenden Sperma befruchtet werden konnten, wohl aber war dies am 4. und 5. Tage in genau der gleichen Weise der Fall, wie am 1. (vergl. die Tabellen auf p. 726).

Die älteren Beobachtungen über den Befruchtungsvorgang bei Ascidien wurden am lebenden Ei angestellt, aber in diesem lassen sich die Einzelheiten nur schwer und zum Theil auch gar nicht erkennen, selbst wenn man mit so durchsichtigem Material arbeitet, wie es die Eier der *Phallusia mammillata* sind. Daher genügen weder die Angaben Kowalevsky's noch Strasburger's (1875) jetzt noch den Ansprüchen. Aber auch die wenigen neueren, mit allen modernen technischen Hilfsmitteln angestellten Untersuchungen haben doch nicht vermocht, völlige Klarheit zu schaffen, und manche wichtige Phasen des Vorgangs sind auch jetzt noch nicht genügend aufgehellt und in übereinstimmender Weise beschrieben worden.

Nicht hinreichend erforscht ist das Verhalten des Spermatozoons. Wenngleich man häufig eine grössere Zahl Samenfäden am Eifollikel und in ihm feststeckend beobachten kann, so dringt doch nur einer in die Eizelle ein. Nach Hill bildet das Ei einen besonderen Attractionszapfen (Imprägnationspfropf), in den das Spermatozoon eintreten muss. Bei *Phallusia* scheint diese Stelle in der Nähe des Orts zu liegen, an dem die Richtungskörperchen ausgestossen werden, während sie bei *Ciona* weit entfernt, fast am gegenüberliegenden Eipol sich findet. Nach Crampton soll das Spermatozoon stets in der Nähe des „animalen Eipols" eindringen, womit wohl die Eiregion gemeint ist, aus der das Material für die Ektodermzellen stammt; nach Golski ist bei *Ciona* die Eintrittsstelle nicht fest bestimmt, sondern variabel. Der in das Ei eingedrungene Spermakopf ist von einer Strahlenfigur umgeben, aber über seinen Bau lauten die Angaben verschieden. Boveri fand ihn zuerst zwischen den Strahlen auf, als ein etwas zugespitztes Stäbchen, die Spitze gegen das Strahlencentrum gekehrt. Die Form des Kopfes war also noch wenig verändert, die Substanz aber zeigte sich bereits netzförmig, oder besser wabig structurirt, mit eingelagerten gröberen Chromatinkörnern. Hill dagegen beobachtete auf einem etwas jüngeren Stadium, unmittelbar nach der Befruchtung, drei Abschnitte im Spermakopf (vgl. Fig. 8 u. 8 A, Taf. XXIX), die er als Kopf im engeren Sinn, Mittelstück und Centrosom bezeichnet. Auffallend erscheint mir nur, dass die Strahlenfigur nicht das angebliche Centrosom zum Mittelpunct hat. Der Spermakörper liegt mit seiner Längsaxe parallel zur Eioberfläche, hat sich also

kurz vor Tagesanbruch laichten, während eine *Cynthia* stets bei Eintritt der Nacht die Eier ablegte. Doch gelten diese Angaben, wenigstens insoweit sie sich auf *Ciona* beziehen, nicht für alle Orte, an denen diese weitverbreitete Species vorkommt. Im Hafen von Triest z. B. besteht eine so ausserordentliche Regelmässigkeit des Laichgeschäftes nicht, wie sie an der amerikanischen Küste in der Narragansett-Bucht beobachtet wurde. Bei *Ciona* und jener *Molgula* und wohl noch bei vielen anderen Ascidien werden gleichzeitig Eier und Sperma entleert, aber die Befruchtung erfolgt erst ausserhalb des Thieres im freien Wasser, und nicht bereits im Cloakenraum, den ja die Zeugungsstoffe erst durchwandern müssen, bevor sie aus der Egestionsöffnung hervortreten können. Da, wo die Embryonen sich innerhalb des Mutterthieres entwickeln, muss natürlich die Befruchtung eine innere sein, sei es, dass Selbstbefruchtung eintritt, sei es, dass — was wohl zumeist erfolgen wird — Samen fremder Thiere in die Cloake eindringt und die Eier befruchtet.

Wenn, wie bei *Ciona*, die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen zu gleicher Zeit das Thier verlassen, liegt die Annahme am nächsten, dass dann auch diese im freien Wasser miteinander sich mit Erfolg vereinigen können. Wenn zwar auch dadurch, dass die Befruchtung erst ausserhalb des Thieres erfolgt, den im Meere flottirenden Eiern leichter Gelegenheit geboten wird, mit Sperma eines anderen Individuums zusammenzugerathen, so müssten doch, sollte man glauben, die Spermatozoen, die von allem Anfang an in der nächsten Nähe der Eier sich aufhalten, am leichtesten dazu gelangen, die Befruchtung auszuführen. Indessen tritt trotzdem nach den Beobachtungen und Versuchen von Castle nur selten Selbstbefruchtung ein.

Castle experimentirte mit 20 erwachsenen, geschlechtsreifen *Ciona*, von denen 10 isolirt, 10 andere je paarweise in je einem besonderen Gefäss gehalten wurden. Fast alle Thiere stiessen während einer Woche täglich zur bestimmten Stunde die Geschlechtszellen aus; die Zahl der befruchteten Eier aber war sehr verschieden, je nachdem die Thiere paarweise oder isolirt gehalten wurden. Das Verhalten der 10 einzelnen, isolirt lebenden Individuen ergiebt sich aus der Tabelle auf Seite 726. Es ist selbstverständlich, dass bei diesen Individuen nur Selbstbefruchtung eintreten konnte.

Die höchste Zahl der durch das Sperma desselben Thieres befruchteten Eier berechnete Castle bei zwei *Ciona*, die am dritten Tage die Geschlechtszellen ausstiessen, mit 90%; viel häufiger wurde aber nur ein viel geringerer Procentsatz (4%—25%) der abgelegten Eier befruchtet, und in den meisten Fällen wurden überhaupt nur unbefruchtete Eier angetroffen (stets bei 7 oder 8 Thieren, am letzten Tage sogar bei sämmtlichen 10). Von sämmtlichen Eiern, die alle Versuchsthiere ablegten,

in lebhafte Unruhe gerathen, wenn sie vor Tagesanbruch von starkem Lampenlicht getroffen werden. Sie contrahiren sich einige Male heftig, verharren aber dann regungslos, während im Wasser bereits die ausgeworfenen Eier zu beobachten sind.

Procentsatz der befruchteten Eier	am 1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
90 %			b. 2 Thieren			
25 %	bei 1 Thier	1 Thier				
10 %		bei 1 Thier	1 Thier		1 Thier	
5 %	bei 1 Thier	1 Thier		1 Thier		
4 %				bei 1 Thier		
unbefruchtete Eier	b. 8 Thieren	7 Thieren	7 Thieren	7 Thieren	8 Thieren	10 Thieren
keine Eier abgelegt				bei 1 Thier	1 Thier	

wurden nur ungefähr 4,8 % befruchtet. Das ist ein so geringer Procentsatz, dass allerdings die Selbstbefruchtung fast ganz unwirksam zu sein scheint, wenn sie davon abhängt, dass die von einem Thiere ausgeschiedenen Geschlechtszellen im freien Wasser sich begegnen und vereinigen.

Ein ganz anderes Bild zeigt uns die Tabelle, die die Ergebnisse der zweiten Versuchsreihe darstellt, wenn je zwei geschlechtsreife Thiere in ein Gefäss zusammengethan werden. Da auch hier alle Individuen ziemlich gleichzeitig die Geschlechtsstoffe entleeren, kann die Selbstbefruchtung vermieden werden und eine wechselseitige Besamung der Eier eines Individuums durch das Sperma des andern erfolgen, wenn natürlich auch immerhin noch Selbstbefruchtung möglich ist. In allen 5 Gefässen verhielten sich die Eier eines jeden *Ciona*-Paares ziemlich gleichartig:

Procentsatz der befruchteten Eier	am 1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
100 %	bei 5 Paaren	bei 4 Paaren	bei 4 Paaren	bei 5 Paaren	bei 5 Paaren	bei 5 Paaren
20 %			bei 1 Paar			
alle unbefruchtet		bei 1 Paar				

Wie man sieht, fanden sich, nur zwei Fälle ausgenommen, stets alle Eier befruchtet; einmal blieben sämmtliche Eier unbesamt, ein anderes Mal entwickelten sich nur etwa 20 %. Die Durchschnittszahl der befruchteten Eier in dieser ganzen Versuchsreihe bestimmt sich auf 94 %. Das ist ein sehr bemerkenswerther Unterschied zu der Zahl, die oben als das Ergebniss der Selbstbefruchtung gefunden wurde, und es erklärt sich dieser Gegensatz nach Castle nur so, dass bei den letzten Versuchen Kreuzbefruchtung eingetreten ist und daher die Eier besamt werden konnten, bei denen normaler Weise die Selbstbefruchtung versagt. Eine befriedigende Erklärung dafür ist es aber freilich nicht, wenn man gewisse unbestimmbare chemische Verschiedenheiten, die zwischen verschiedenen Individuen herrschen, dafür verantwortlich macht, dass die Kreuzbefruchtung bessere Ergebnisse erzielt als die Selbstbefruchtung.

Auch wenn künstliche Befruchtung im Uhrschälchen ausgeführt wurde, erhielt Castle ähnliche Ergebnisse. Wurden die Eier eines

und ob diese ganze centrale Partie nur dem Centrosom in anderen befruchteten Eiern entspricht. Möglicherweise enthält sie auch den inneren Theil der Sphäre selbst, also nicht nur Centroplasma, sondern zum Theil auch Archiplasma im Sinne Boveri's. Hill fand denn auch bei *Phallusia* die von den Radien umgebene Cetralmasse durchaus nicht homogen, sondern mit feineren und gröberen Körnchen durchsetzt. Ueberdies lässt sich aus seinen Abbildungen entnehmen, dass er in der Mitte dieser kugeligen Centralmasse ein kleines Centralkorn beobachtet hat, das sich frühzeitig in zwei Theile spaltet (Fig. 4, Taf. XXIX). Die Deutung der einzelnen Theile in dieser ganzen Centralpartie der Astrosphäre lässt sich aber mit Sicherheit nicht geben. Wie ich oben (p. 728) erwähnt habe, fand Hill in dem ins Ei eingedrungenen Spermakopf drei Abschnitte (vgl. Fig 8, *A*, Taf. XXIX). Nur im eigentlichen Kopfstück findet sich das Chromatin, das später die 8 Chromosomen des Vorkerns entstehen lässt; Mittelstück und Centrosoma aber sollen sich in die oben beschriebene Centralmasse der Sphäre verwandeln, und zwar soll aus dem umfangreicheren Mittelstück der weitaus grösste Theil des Sphärencentrums entstehen, aus dem „Centrosomstück" des Spermatozoons dagegen nur das kleine Centralkorn. Die Abbildungen, die diesen Vorgang illustriren, scheinen mir jedoch nicht ganz eindeutig zu sein, denn einmal legen sie die Auffassung nahe, dass das letztere Gebilde in der That nur dem Centriol Boveri's und nicht dem ganzen Centrosom entspricht, während sie andererseits auch die Möglickeit nicht ganz ausschliessen, dass — entsprechend der Hill'schen Tafelerklärung — nur das Mittelkorn das wahre Centrosom darstellt.

Nach Boveri und Hill theilen sich die gesammte Centralpartie der Astrosphäre und diese selbst erst dann, wenn sich der männliche und weibliche Vorkern genähert haben. Castle scheint allerdings bei *Ciona* bereits am männlichen Pronucleus zwei gesonderte Astrosphären beobachtet zu haben, wenn dieser sich in noch ansehnlicher Entfernung vom Eikern befindet. Auch Crampton fand bei *Molgula Manhattensis* das männliche Centrosom bald nach dem Eintritt des Spermatozoons ins Ei bereits getheilt. Die Theilung des Archiplasmahofes und des Centrosomas dürfte bei Ascidien kaum irgend welche Besonderheiten darbieten, und vor Ausbildung der ersten Furchungsspindel rücken beide Hälften auseinander, um die Pole der Spindel einzunehmen. Das in Fig. 4, Taf. XXIX, wiedergegebene Stadium lässt sich unschwer auf die allgemein bekannten Verhältnisse beziehen. Der männliche und weibliche Vorkern liegen nahe aneinander und nehmen die Stelle ein, an welcher nach vollendeter Spindelbildung die Aequatorialplatte der Chromosomen liegt; die Kerne sind noch bläschenförmig und ein jeder von einer scharf conturirten Membran deutlich umschlossen. Die Auflösung der Membranen beginnt dort, wo beide Kerne sich berühren.

Die Umwandung beider Vorkerne und Astrosphären in den gesammten Apparat der ersten Furchungsspindel scheint sich nach Auflösung der

Kernmembranen rasch zu vollziehen. In der Aequatorialplatte zählte man bei *Ciona* 18 Chromosomen (Boveri), bei *Phallusia* 16 (Hill), und ebensoviel bei *Molgula Manhattensis*, bei *Styelopsis* dagegen nur 4 (Julin). Im achromatischen Theil der Furchungsspindel unterschied Julin zwei Arten von Fäden. Die einen bilden eine besondere Centralspindel (fuseau axial) und erstrecken sich ununterbrochen von einem Spindelpol zum andern, verbinden also direct die beiden Centrosomen; sie sollen ganz und gar aus dem Zellplasma entstehen. Die anderen Fäden haben nur etwa die halbe Länge und reichen von den Centrosomen nur bis zur Spindelmitte, wo sie sich an die Chromosomen ansetzen. Julin glaubt, dass diese Fasern aus dem Liningerüst der beiden Vorkerne ihren Ursprung nehmen. Von den meisten andern Beobachtern ist diese Centralspindel nicht bemerkt oder wenigstens nicht beschrieben worden, und Crampton stellt ihr Vorkommen bei *Molgula Manhattensis* direct in Abrede. Golski aber beschreibt, so wie bei der Richtungsspindel, auch bei den Furchungsspindeln Centralspindel und Zwischenkörperchen und fand gelegentlich noch in den beiden ersten Furchungskernen die männlichen und weiblichen Chromosomen vollständig deutlich gesondert.

3. Die ersten Stadien der Embryonalentwickelung. (Furchung, Gastrulation und Mesodermbildung.)

Die befruchteten Ascidieneier durchlaufen nicht immer ausserhalb des Mutterthieres ihre Entwickelung, sondern in zahlreichen Fällen verweilen sie bis zur Ausbildung der geschwänzten Larve in den Atrialräumen oder im Cellulosemantel (vergl. oben, p. 679 u. fg.). In den Bruträumen verbinden sie sich, während der Furchungsprocess sich einleitet und vollzieht, mehr oder minder innig mit den benachbarten Wandungen des Mutterleibes (siehe oben, p. 687), und dabei können sowohl die letzteren als auch die Eihüllen Veränderungen erfahren, während die Eizelle selbst und die aus ihr entstehenden Blastomeren, wie es scheint, niemals in irgend einer Weise durch die Befestigung in der Bruthöhle beeinflusst werden. Da, wo sehr zahlreiche Eier im Brutraum liegen, berühren sich viele nur untereinander, ohne an die mütterlichen Gewebe selbst sich fest anzulegen. Mir ist es bei *Clavelina* aufgefallen, dass dabei eine Veränderung im Follikelepithel eintritt, und dass auch die Testazellen an gewissen Stellen sich eigenartig verhalten. Infolge des gegenseitigen Drucks bilden die Follikelepithelien nicht mehr reine Kugeloberflächen, sondern erscheinen auf grösseren oder kleineren Regionen vollständig abgeflacht, nähern sich also einer polyedrischen Gestalt. Da, wo sie ebene Flächen darstellen, legen sich zwei benachbarte Follikel dicht aneinander, und hier können sie so innig miteinander verwachsen, dass sie als zwei discrete Epithelien nicht mehr nachweisbar bleiben, indessen ist die Verwachsung durchaus nicht immer eine so vollkommene, und häufig

um 90° gedreht und wächst sehr bald auf das Doppelte seines ursprünglichen Volumens heran. Das Centrum der Strahlensonne und der Spermakopf rücken etwas weiter voneinander ab und — jene voran, der Kopf, in die Radien eingebettet, folgend — bewegt sich dieser ganze vom Spermatozoon stammende Apparat nach der Eimitte zu (Fig. 7, Taf. XXIX). Eine Drehung des Spermakopfs im Eiplasma kommt bekanntlich weitverbreitet vor, und sie ist eine nothwendige Folge der Entstehung des Centrosoms aus dem Mittelstück des Spermatozoons, dessen vorderster Kopfabschnitt zuerst ins Ei eingedrungen ist. Im Ascidienei aber entsteht das männliche Centrosoma aus dem Spitzenstück des Spermatosoms, und da dieses zuerst ins Ei eintritt und auch später voranwandern muss, erscheint eine Drehung hier eigentlich überflüssig. Sie wäre nur dann nothwendig, wenn Julin's Angabe, dass das Centrosom oder „Spermocentre" aus dem Spitzenkopf entsteht, sich als unrichtig herausstellte, und wenn das auf den Kopf folgende Endknöpfchen der Geissel (s. oben, p. 718) zum Strahlencentrum im Ei sich entwickelte. Golski allerdings, der, wie wir oben (p. 718) sahen, das Centrosom aus dem Mittelstück des Spermatozoons sich bilden lässt, behauptet, eine Drehung des Samenfadens im Ei beobachtet zu haben. Ueberdies soll bei *Ciona* das Eindringen des Spermatosoms vor Ausstossung der Richtungskörper erfolgen.

Während der Spermakopf auf den Eikern zuwandert, verwandelt er sich zum typischen männlichen Vorkern. Er erscheint als helles Bläschen, das durch die achromatische Kernmembran scharf gegen das Eiplasma abgegrenzt wird; den wässerigen Kernsaft durchsetzt ein achromatisches Gerüstwerk, und in diesem liegen die Chromosomen suspendirt. Das achromatische Gerüst des männlichen Vorkerns ist nicht überall nachgewiesen worden, obwohl es wahrscheinlich stets sich finden dürfte; Nucleolen sollen dagegen immer fehlen. Von besonderer Wichtigkeit ist das Auftreten der Chromosomen. Im Spermakopf erschien das Chromatin als eine homogene, einheitliche Masse, und so findet man es auch im Spermakern unmittelbar nach der Befruchtung. Kurze Zeit nach dem Eintritt des Spermatozoons fand Boveri, wie oben schon erwähnt wurde, bei *Ciona* den Spermakopf auf einem „netzig-körnigen" Stadium. Später zeigt der männliche Vorkern ein frühes Knäuelstadium, dann fadenförmige Chromosomen von grosser Zartheit (Fig. 5, Taf. XXIX) und endlich kurze, stäbchenförmige, deren Zahl mit ziemlicher Bestimmtheit auf 9 festgestellt werden konnte. Hill sah die Umbildung des Spermakopfs in den männlichen Vorkern bei *Phallusia* in Einzelheiten in etwas abweichender Weise sich vollziehen. Der Spermakopf soll nämlich in 8—9 etwas unregelmässige chromatische Brocken (Chromosomen?) zerfallen, die anscheinend frei in der vom Centrosom ausgehenden Strahlenfigur liegen, die aber nur transitorische Bedeutung besitzen und im männlichen Vorkern bald wieder verschwinden. Auf dem bläschenförmigen Stadium liegen später im achromatischen Gerüst wahrscheinlich wieder 8 Chromosomen (Fig. 4, Taf. XXIX).

Auffallender sind die Angaben Julin's über den Befruchtungsact bei der *Styelopsis*. Sie verlangen um so mehr eine Besprechung, weil nur bei dieser Ascidienart gleichzeitig auch die Entwickelung und Bildung der Geschlechtszellen selbst eine eingehendere Untersuchung erfahren haben, so dass damit eine breitere Grundlage für eine vergleichende Betrachtung gegeben erscheint. Es ist oben (p. 720) schon bemerkt worden, dass jedes Spermatozoon nur 1 Chromosom erhält, das einheitlich und ungespalten im Spermatozoonkopf liegen bleibt. Erst nach dem Eintritt ins Ei, wenn der Spermakopf in den bläschenförmigen männlichen Pronucleus sich verwandelt, spaltet sich das einheitliche Chromosom in zwei (secundäre Chromosomen Julin's) und damit erreicht die männliche chromatische Substanz das Stadium, auf dem die weibliche bereits in der Ovocytenzelle stand. Denn wie wir oben (p. 722) sahen, fand bereits in dieser die Sonderung der 4 primären Chromosomen in die 8 secundären statt, und der Eikern oder weibliche Vorkern enthielt schon bei seiner Entstehung 2 gesonderte „secundäre" Chromosomen. Eine Nachprüfung dieser Angaben scheint mir um so erwünschter zu sein, als genauere Abbildungen dieser Entwickelungsvorgänge meines Wissens bislang nicht vorliegen.

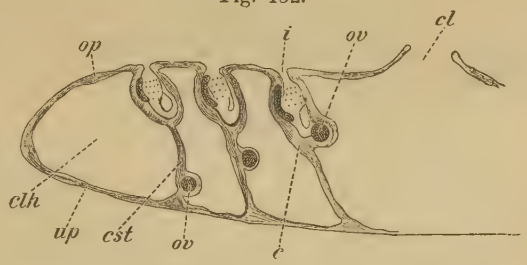
Zu einem ganz gleichen Endstadium wie der männliche Vorkern entwickelt sich auch der weibliche Pronucleus. Nur die ersten Phasen der Umbildung sind verschieden, weil das Chromatin des Spermakerns zunächst eine einzige, einheitliche Masse darstellt, während der Eikern nach Ausstossung der Richtungskörper von vornherein mehrere getrennte Chromosomen führt. Sobald der weibliche Vorkern ein bläschenförmiges Aussehen erhalten hat, ist er von den gleichwerthigen Stadien des männlichen nicht mehr zu unterscheiden (vgl. Fig. 7 mit Fig. 4 und 5, Taf. XXIX).

Das dritte Gebilde, das neben den beiden Vorkernen beim Befruchtungsvorgang eine Rolle spielt, ist das oben bereits erwähnte Centrosom. Es wird nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren durch das Spermatozoon ins Ei eingeführt, denn das weibliche Centrosom erfuhr schon in der Ovocytenzelle vor Ausbildung der Richtungskörper eine Rückbildung, und die beiden Richtungsspindeln bildeten sich ohne Centrosomata an den Polen. Bei Ascidien soll sich, worauf ebenfalls bereits oben (p. 718) hingewiesen wurde, das Spitzenstück, nach Golski allerdings das Mittelstück des Spermakopfes zum Centrosom im befruchteten Ei umgestalten. Die mächtige Strahlensonne, die sich gegen den weiblichen Pronucleus zu bewegt und den männlichen Vorkern hinter sich herzieht (Fig. 7, Taf. XXIX), fand Boveri zuerst aus zwei Theilen zusammengesetzt: aus einem kugelförmigen, centralen (Centrosoma) und den zahlreichen, allseitig ausstrahlenden, geradlinigen Radien, zwischen denen der Spermakern an einer bestimmten Stelle steckt. Die Centralmasse soll bei *Ciona* ausserordentlich umfangreich und durchaus homogen sein. Es ist mir aber sehr zweifelhaft, ob das zutreffend sein möchte,

Atrialräumen später noch entfernt zu werden, damit jede Spur der Brutpflege verwischt werde.

Die Embryonen, die nach Art der *Distaplia* sich in besonderen Brutsäcken entwickeln (vergl. oben, p. 686), werden in diesen vielleicht ebenfalls nicht immer ganz frei und lose daliegen, sondern zuweilen sich in einer ähnlichen Weise befestigen, wie manche Eier in den Atrialräumen mit oder ohne placentaähnliche Bildungen. Bei den Diplosomiden und Didemniden dagegen (siehe oben p. 629 u. 679), deren befruchtete Eier in den gemeinsamen Cellulosemantel des Stockes hineingelangen, dürften „placentare Organe" durchaus fehlen. Die birnförmige Ektodermausstülpung, in die das Ei zunächst hineingeräth, scheint sich bei *Didemnum niveum* sehr bald abzuschnüren und zu zerreissen, wenigstens zeichnet Salensky bereits die Hülle des vierzelligen Stadiums nur noch ganz unvollständig; und auch jede regelmässigere Gruppenbildung von Testazellen, die mit einer fötalen Placenta zu vergleichen wäre, unterbleibt hier. Bei den Diplosomiden (*Diplosoma Listeri*) behält die birnförmige Blase des Ektodermepithels, die das Ei umgiebt, viel länger ihren Zusammenhang mit der Leibeswand. Der Stiel zieht sich zu einer feinen Röhre und endlich zu einem langen, soliden Strang aus, der viel später erst vom Mutterthier sich abtrennt. Allmählich rücken die in Entwickelung begriffenen Eier im Cellulosemantelstiel, der wie ein Funiculus die Einzelthiere des Stockes an dessen gemeinsamer Basalmasse befestigt, hinab (Textfig. 152). Hier machen sie ihre Entwickelung bis zur geschwänzten Larve durch und bleiben während dieser Zeit umhüllt: aussen von einer dickeren oder dünneren Schicht des Cellulosemantels, dann von einem flachen, ektodermalen Epithel und endlich vom Follikelepithel, das von dem Embryo selbst nur durch die Testazellen getrennt ist.

Fig. 152.



Schematischer Längsschnitt durch eine Colonie von *Diplosoma Listeri*. (Nach Salensky.)
c = Cellulosemantel; *cl* = Oeffnung für die gemeinsame Cloakenhöhle des Stockes; *clh* = gemeinsame Cloakenhöhle; *cst* = Stielförmige Fortsetzung des Cellulosemantels der Einzelthiere nach der Basis; *i* = Ingestionsöffnung; *op* = Obere Deckplatte des Cellulosemantels; *ov* = Eier im Cellulosemantel; *up* = Untere Basalplatte des Stockes.

a. Die Furchung.

Die Furchung ist bei allen Ascidieneiern, gleichgiltig, ob sie sich frei im Meerwasser oder innerhalb des mütterlichen Körpers entwickeln, eine totale*). Die erste Theilung zerlegt das Ei in zwei

*) Die Möglichkeit, dass sich vereinzelt auch partielle Furchung finden könnte, wird im Hinblick auf *Pyrosoma* nicht ganz von der Hand zu weisen sein. Die Angabe freilich

gleich grosse Blastomeren. Hin und wieder finden sich zwar kleine Grössenunterschiede vor, sie dürften aber wohl kaum bei einer Art constant auftreten und eine wichtigere Bedeutung besitzen; denn wie zuerst für *Clavelina* nachgewiesen worden ist (Seeliger, Van Beneden und Julin), entspricht die erste Furchungsebene der späteren Medianebene des Embryos, und aus dem Material der beiden ersten Blastomeren baut sich ziemlich genau je eine Körperhälfte der Larve auf. Bedeutender erscheinen allerdings die Differenzen im Volumen der beiden Zellen nach der Darstellung Lacaze-Duthiers' bei *Molgula roscovita*, indessen sind auf dem folgenden vierzelligen Stadium die Grössenunterschiede bereits wieder bis zu einem gewissen Grade, wenn auch freilich noch nicht vollständig, ausgeglichen.

Die zweite Furche kreuzt die erste senkrecht und lässt 4 Blastomeren entstehen: ein vorderes und ein hinteres Paar. Diese sind zumeist mehr oder minder ungleich gross, aber in einigen Fällen scheinen Grössendifferenzen überhaupt nicht vorzukommen. Die Verschiedenheiten der Blastomeren dürften damit im Zusammenhang stehen, dass aus den beiden Zellpaaren ganz verschiedene Körperregionen hervorgehen, nämlich der vordere und hintere Leibesabschnitt. Obwohl ich sehr wohl wusste, dass schon in ganz jungen Embryonen der vordere Körpertheil viel umfangreicher erscheint als der hintere, glaubte ich doch, mich überzeugt zu haben, dass die kleinen Zellen dem vorderen, die beiden grösseren dem hinteren Theil entsprechen. Das scheint vielleicht ein Irrthum gewesen zu sein, denn sowohl Van Beneden und Julin als Samassa orientiren das vierzellige Stadium umgekehrt*).

Wenn die beiden ersten sich senkrecht kreuzenden Furchen meridional verlaufen, ist die dritte, die zu ihnen senkrecht steht, als äquatorial zu bezeichnen. Die Blastomeren, die durch sie gesondert werden, scheinen selbst bei den verschiedenen Eiern einer Art nicht unbedeutende, individuell variirende Grössenverschiedenheiten zu zeigen, die hier nicht näher erörtert werden können. Im Allgemeinen werden durch die Aequatorial-

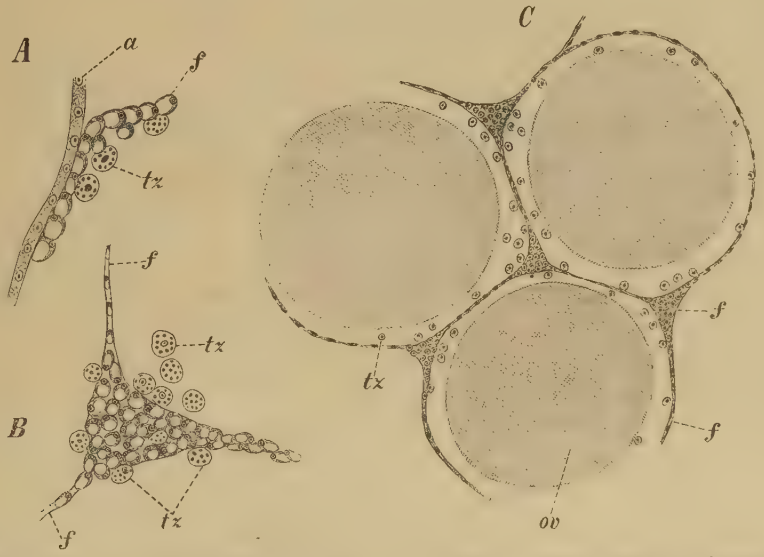
---

von Maurice und Schulgin, dass das bei *Amaroucium proliferum* der Fall sei, scheint mir in Rücksicht auf die wenig befriedigenden Abbildungen und die nicht genug eingehende Beschreibung bis jetzt unerwiesen.

*) Auch bei *Ciona* liegen nach Castle's ersten Mittheilungen (1894) die beiden kleinen Zellen vorn. In der späteren, ausführlichen Darstellung (1896) tritt das weniger klar hervor, und mehrere Figuren sind entweder so orientirt, dass die beiden kleinen Blastomeren der einen, die grossen der anderen Körperhälfte angehören, oder in der von mir angegebenen Weise, dass die grossen Zellen hinten liegen. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass bei der stark ausgeprägten bilateralen Symmetrie der Embryonen das die beiden Körperhälften aufbauende Zellmaterial bedeutende Grössenverschiedenheiten zeigen möchte, und andererseits bildet auch Castle das spätere achtzellige Stadium gelegentlich so ab, wie ich es gefunden habe, dass nämlich die beiden grössten Zellen ventral und hinten (nicht vorn) liegen. Aus alledem bin ich geneigt, zu schliessen, dass die ersten Furchungsstadien der Ascidien noch immer nicht in völlig einwandfreier Weise klargelegt sind.

bleiben auch beide Schichten erkennbar, wenngleich sie miteinander verklebt sind. An den Winkelstellen, zwischen den Polyedern, tritt dagegen eine lebhafte Wucherung des Follikelepithels ein, und gleichzeitig sammeln sich daselbst Testazellen an, die, wie mir schien, die Follikelwand durchsetzen und sich mit ihr innig verbinden können. So bilden sich an diesen Stellen aus Follikel- und Testazellen mächtige Zellstränge, die zwischen den einzelnen Eiern und Embryonen verlaufen und in ihrer Gesammtheit ein ziemlich festes Gerüstwerk darstellen. An und zwischen diesem ruhen die Eier gegen jeden Druck der umgebenden Wandungen des Peribranchialraums besser geschützt, als wenn bloss die Trabekel

Fig. 151.



A Stück aus dem Follikelepithel eines an der äusseren Peribranchialwand festgeklebten *Clavelina*-Eies. $^{396}/_{1}$. *B* Vereinigungsstelle von drei benachbart liegenden Eiern im Peribranchialraum. $^{396}/_{1}$. *C* Durchschnitt durch drei befruchtete Eier der *Clavelina lepadiformis* aus dem Peribranchialraum. $^{144}/_{1}$. *a* = äussere, ektodermale Peribranchialwand; *f* = Follikelepithel; *ov* = Ei; *tz* = Testazellen.

allein den Brutraum klaffend erhielten (Textfig. 151). Die peripher liegenden Eier der ganzen Gruppe befestigen sich mit ihrem Follikel am äusseren, ektodermalen Peribranchialepithel. Es scheint, dass dabei manche Follikelzellen sich vergrössern, und zuweilen trifft man an diesen Stellen die Testazellen etwas zahlreicher an als anderwärts, zum Theil dem Follikelepithel dicht angelagert und vielleicht auch eingesenkt in dieses (Textfig. 151, *A*). Wenn man daher eine *Clavelina*, deren Peribranchialraum Embryonen enthält, zerzupft, präparirt man zumeist grössere oder kleinere Gruppen miteinander verklebter Eier frei, denen häufig Gewebefetzen der Leibeswand und der Kieme anhaften.

Bei manchen Polycliniden verbinden sich, wie oben (p. 687) bereits beschrieben wurde, die befruchteten Eier viel inniger mit dem Mutterthier,

und es entstehen in diesem sowohl wie in den Eihüllen gewebliche Veränderungen, die Salensky veranlasst haben, die ganze Region der Festheftung als Placenta zu bezeichnen. Der Antheil, den die mütterlichen Gewebe zu dieser liefern, ist oben bereits besprochen worden, und ich möchte hier nur auf Fig. 6, Taf. XXIX, verweisen, in der sowohl die als Placentafalte bezeichnete, das Ei umgreifende Faltung des ektodermalen Cloakenepithels, als auch die Wucherung und Verdickung der Wandung, die Placenta materna genannt wurde, zu sehen sind. Ob an der Bildung dieser sich auch das benachbarte Bindegewebe der Leibeswand oder Cloakenwand betheiligt, vermochte ich aus Salensky's Darstellung nicht zu entnehmen. In dem hier abgebildeten Fall senkt sich der Eifollikel in diese sogenannte mütterliche Placenta ein; es kommt aber auch das umgekehrte Verhalten vor, dass die mütterlichen Gewebe eine zapfenförmige Wucherung aussenden, die sich in den Follikel einbohrt und diesen nach innen zu einstülpt (*Fragarium areolatum*). Am Aufbau der „Placenta foetalis" betheiligen sich das Follikelepithel und die Testazellen. Da, wo das Ei an der Cloakenwand sich befestigt, ist das Follikelepithel merklich verdickt; die einzelnen Zellen erscheinen ansehnlich hoch cylindrisch und sind mit der Cloakenwand ziemlich fest verwachsen. An der Peripherie der Verwachsungsstelle werden sie flacher und gehen allmählich in das normale Epithel der Follikelhülle über. Stellenweise scheint der placentare Theil des Follikels mehrschichtig werden zu können. Zwischen dem Embryo und der verdickten Follikelregion sammeln sich zuweilen die Testazellen so zahlreich an, dass sie eine mehrschichtige Scheibe bilden, die Ei und Follikel fest miteinander verkittet und der Placenta foetalis zugerechnet wird. Während sich dieses Testazellenpolster gegen den Embryo zu wohl immer ganz scharf und deutlich abgrenzt, scheint das gegenüber dem Follikelepithel nicht immer der Fall zu sein. Wenigstens bemerkt man in den Zeichnungen Salensky's Follikel- und Testazellen nicht an allen Stellen scharf getrennt, und in ähnlicher Weise fand ich, wie oben hervorgehoben wurde, auch bei *Clavelina* beide Zellarten an bestimmten Stellen fest verwachsen, so dass sie sich nicht mehr deutlich auseinanderhalten liessen.

In dieser Weise erscheinen die Embryonen gewisser Polycliniden im Mutterthiere festgeheftet. Wenn das zur freischwimmenden Lebensweise befähigte Stadium erreicht ist, wird der Follikel gesprengt, und die Larve schwärmt aus. Was aus der „Placenta" wird, ist näher nicht bekannt geworden. Wahrscheinlich wird ein Theil, so wie der zurückgebliebene Follikel, in der Cloakenhöhle allmählich zerfallen und dann durch die Egestionsöffnung ausgestossen werden. Ein anderer Theil, die „Placenta matera", dürfte dagegen nach und nach rückgebildet werden, bis die Cloakenwand ihr normales Aussehen wieder erlangt hat. Bei den einfachen und zusammengesetzten Ascidien, bei denen besondere Einrichtungen zu einer innigen Verbindung der Embryonen mit dem Mutterthier nicht vorhanden sind, brauchen nur die Follikelreste aus den

furche 4 kleinere und 4 grössere Zellen getrennt. Bei *Molgula roscovita* sind die Unterschiede ausserordentlich bedeutend. Die vier grossen Zellen enthalten die Dotterkörper, sind ganz undurchsichtig und gelbgrün gefärbt; die anderen betragen im Durchmesser kaum $^1/_6$ der ersteren, sind durchsichtig, hell und vermehren sich rascher als die grossen, einmal durch Theilung der vier zuerst gebildeten, sodann auch, wie es scheint, durch neue Knospung von den grossen dotterreichen aus. Diese dritte Furche scheidet die Bauch- und Rückenseite des Embryos, verläuft also frontal. Sie sondert ziemlich genau das Blastomerenmaterial, aus dem sich die beiden primären Keimblätter aufbauen, und zwar liefern die dorsalen Zellen das innere, die ventralen das äussere Blatt. Seeliger hatte zuerst nachgewiesen, dass es die vier grossen Zellen sind, die ventral liegen und zum Ektoderm werden, während Van Beneden und Julin in herkömmlicher Weise aus den grossen Blastomeren das Entoderm ableiteten*). Obwohl Van Beneden's Auffassung mit den Angaben Davidoff's für *Distaplia magnilarva*, Salensky's für *Diplosoma Listeri* und auch mit den älteren Befunden Lacaze-Duthiers' bei *Molgula* übereinstimmt, hat sie sich doch bei *Clavelina* und *Ciona* nicht bewahrheitet, denn hier sind es unzweifelhaft die vier kleinen, in der Nähe der Richtungskörper dorsal gelegenen Zellen, die das Entoderm liefern. Aus den vier kleinen Zellen geht zwar weiterhin nicht nur der Darmtractus hervor, sondern zum Theil auch Chorda und Mesoderm, aber es sind das doch nur solche Organe, die in der Tiefe liegen, und es scheint niemals ein Zellabkömmling dieser dorsalen Blastomeren an der Oberfläche zu verbleiben und in den Epithelverband des Ektoderms hineinzugelangen. Ebensowenig betheiligt sich umgekehrt eine von den vier ventralen Blastomeren abstammende Zelle an der Bildung des Darmes, wenngleich viele von ihnen während der Gastrulation in die Tiefe rücken, um das Nervensystem und, wie es scheint, zum Theil auch Mesenchym und Musculatur entstehen zu lassen.

Aus dieser Darstellung der ersten Furchungsvorgänge geht hervor, dass die Axe, in der sich die beiden ersten Furchungsebenen schneiden, in Rücksicht auf den späteren Embryo genau dorso-ventral verläuft, und zwar derart, dass der Eipol, in dessen Nähe die Richtungskörper liegen, ungefähr die Mitte des Rückens bestimmt, wo die Entodermzellen sich einstülpen. Gewöhnlich bezeichnet man den Pol, an dem die kleineren Blastomeren auftreten und an dem oft auch die Richtungskörper ausgestossen werden, als den animalen, weil hier häufig zunächst das äussere Blatt und gelegentlich auch das Nervensystem sich sondern. In Rücksicht auf die spätere Bedeutung der hier liegenden Blastomeren als entodermbildende Elemente wäre die Benennung „animaler Pol" für diese Region des Ascidieneies unzutreffend.

*) Meine jetzt durchaus als zutreffend erkannte Angabe scheint damals als so unglaubwürdig gegolten zu haben, dass sie Korschelt und Heider in ihrem ausgezeichneten Lehrbuch gar nicht erwähnten.

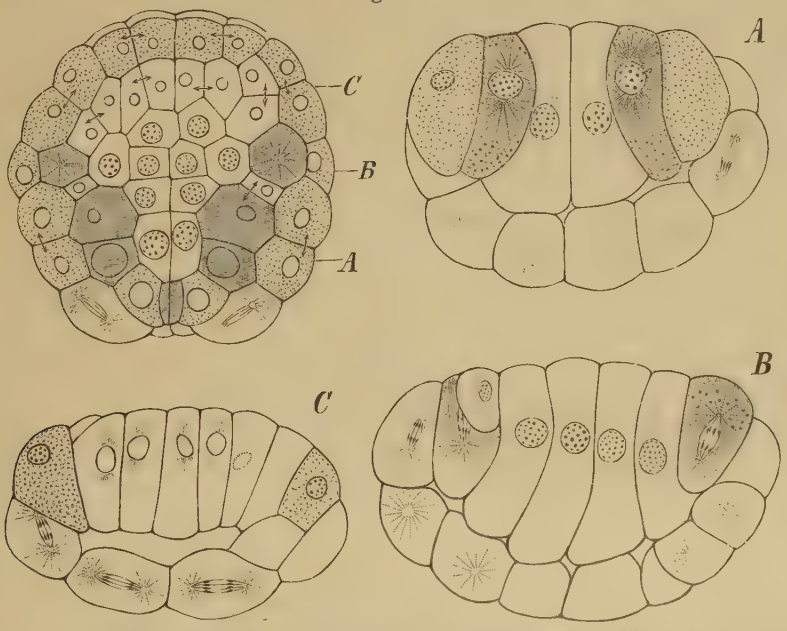
Die auf dem 8zelligen Stadium in der Anordnung der Blastomeren deutlich sich ausprägende Bilateralität des Keims hat Castle veranlasst, nachzuforschen, ob nicht bereits im Ei selbst die späteren Hauptaxen des Körpers nachweisbar seien. Schon früher glaubten Van Beneden und Julin in dem noch ungefurchten Ei aus der Stellung der ersten Furchungsspindel „vorn und hinten“ sowie die Seitenregionen der späteren Gastrula erkennen zu können. Castle führt die polare Differenzirung des *Ciona*-Eies auf ein beträchtlich früheres Stadium zurück und erklärte sie aus den Vorgängen der Reifung und Befruchtung. Die Austrittsstelle der Richtungskörper bestimmt den Eipol, an dem die kleinen Entodermzellen sich bilden, also den „vegetativen“, ziemlich genau. An der gegenüberliegenden Eiseite dringt das Spermatozoon ein, und hier bildet sich eine reichere Protoplasmaansammlung im Dotter aus. Sie lässt eine ganz feste Lagebeziehung zu den späteren Blastomeren erkennen, denn sie bezeichnet den späteren ventralen und hinteren Theil des Embryos. Da also bereits im befruchteten Ei ventral und dorsal, vorn und hinten unterscheidbar sind, ist auch rechts und links bekannt: das Ei erscheint bilateralsymmetrisch gebaut. (Fig. 13—16 auf Taf. XXVII zeigen einige der ersten Furchungsstadien bis zum 8zelligen Embryo einer *Clavelina*).

Die folgenden Furchungen verlaufen bei den verschiedenen Species verschieden. Sie sind am genauesten für *Clavelina* und namentlich *Ciona* bekannt, aber es liegt nicht im Bereich dieses Werkes, die Einzelheiten dieses Processes darzustellen und auf alle Controversen hinzuweisen. Nur darauf möchte ich an dieser Stelle aufmerksam machen, dass sowohl zwischen den wenigen ersten Blastomeren als auch noch später auf dem Gastrulastadium die einzelnen Elemente durch Zellbrücken verbunden sein können (Hammar). Die ersten 8 Blastomeren theilen sich entweder fast gleichzeitig oder in zwei Etappen, so dass ein nur sehr kurz währendes 12zelliges Stadium dem 16zelligen vorangeht. Noch schärfer als auf dem 8zelligen scheinen in diesem letzteren die Blastomeren in zwei übereinander liegenden Schichten angeordnet, und mit vollem Recht wird man dieses Stadium als eine in der späteren dorso-ventralen Richtung des Embryos zusammengedrückte Blastula oder als eine Placula bezeichnen dürfen, in der die beiden primären Keimblätter wie in einer Gastrula bereits gesondert sind, nur dass noch die Urdarmhöhle fehlt. Bei *Clavelina* fallen die beiden Schichten schon durch Farbenunterschiede auf (Fig. 17, Taf. XXVII); die 8 dorsalen Zellen sind gelblich gefärbt, die 8 ventralen sind durch ihre hellere Färbung leicht kenntlich. Aehnliche Unterschiede bemerkte auch Lacaze-Duthiers bei seiner *Molgula roscovita* bereits auf dem 8zelligen Stadium.

Auch während der folgenden Zelltheilungen erhält sich die Placulaform, ja sie kann sich sogar noch typischer ausprägen, während die Blastomerenzahl zunimmt. Bei *Clavelina* (Fig. 18, Taf. XXVII) ist sie etwa auf dem 48zelligen Stadium sehr gut ausgebildet, und bei *Ciona* zählt der Embryo bereits mehr als 70 Zellen, wenn er noch annähernd gerade ausgebreitet und zweischichtig ist. Wie aber besonders Castle nach-

gewiesen hat, setzt sich keine der beiden Placulaschichten aus gleichartigen Elementen zusammen. In der dorsalen Platte sind schon auf dem 32zelligen Stadium fast alle Zellen gesondert, die später die Chorda und den Darm bilden, und wenig später lassen sich in der ursprünglich ventralen Schicht neben den die ektodermale Leibeswand zusammensetzenden Zellen andere unterscheiden, die weiterhin in das Nervenrohr, beziehungsweise in die Musculatur übergehen. Da die ventrale Zellplatte

Fig. 153.



Placula von 76 Zellen einer *Ciona intestinalis* in Dorsalansicht. (Nach Castle.) $^{448}/_{1}$. Die Zellen, die durch Theilung einer Mutterzelle entstanden, sind durch Pfeile verbunden. *A*, *B* und *C* drei Querschnitte durch ein gleichaltes Stadium; die Regionen, aus denen die Schnitte stammen, sind in der ersten Figur durch die entsprechenden Buchstaben bezeichnet.

grösser ist als die dorsale, ragt sie schon auf jüngeren Stadien, und in älteren ist das in noch viel erheblicherem Masse der Fall, an der ganzen Peripherie über diese hervor (Textfig. 153).

Nicht immer ist die Placulaform so ausgeprägt wie bei *Clavelina* oder *Ciona*, sondern häufig erhält sich der Keim längere Zeit nahezu kugelförmig, und die Blastomeren bilden dann bald nicht nur zwei, sondern mehrere übereinander liegende Schichten. Bei *Distaplia magnilarva* resultirt aus der Eifurchung ein ungefähr kugeliges Stadium, in dem, so wie bei *Clavelina*, die Blastomeren für jedes der beiden primären Keimblätter in je einer Schicht angeordnet sind, und Davidoff nennt den Embryo trotz seiner Kugelform Placula. Sehr bald aber wird das Entoderm zwei- und mehrschichtig, und ganz ebenso ist es bei *Diplosoma Listeri* der Fall (Salensky). Nach Maurice und Schulgin würde bei

Amaroucium ein Placulastadium fehlen, da infolge der meroblastischen Furchung (?) ein unregelmässig angeordnetes, mehrschichtiges Blastomerenmaterial dem ungetheilten Dotter aufliegen soll.

Die ersten Blastomeren reichen nicht immer bis in die Mitte des Keimes, sondern häufig bleibt hier ein centraler oder auch mehr oder minder excentrisch gelagerter Hohlraum bestehen, der bei sämmtlichen Ascidien immer nur sehr wenig umfangreich zu sein scheint und die Furchungshöhle darstellt. Ihre Gestalt ist ziemlich unregelmässig, und häufig ist die Höhle lediglich auf die Lückenräume beschränkt, die zwischen den Berührungsstellen der inneren convex gekrümmten Blastomerenwände frei bleiben müssen. Zuweilen liegen in der Furchungshöhle Testazellen in grösserer oder geringerer Zahl eingeschlossen (*Distaplia magnilarva* nach Davidoff). Sie sind während der allerersten Furchungen zwischen den ersten Blastomeren central zu gewandert und blieben in der Mitte des Keimes liegen, während die Furchungszellen an der Peripherie zu lückenlosen Epithelien sich zusammenschlossen. Auf dem Placulastadium können die beiden Zellschichten sich so innig und fest aneinanderlegen, dass die Furchungshöhle vollkommen schwindet. Der in Fig. 18, Taf. XXVII, abgebildete *Clavelina*-Embryo zeigt nur noch ganz geringe Spuren einer Furchungshöhle, und auf einem wenig älteren Stadium ist von dieser nichts mehr zu sehen.

Die geringe Ausdehnung der Furchungshöhle bedingt es, dass bei den Ascidien eine typische Blastulaform, wie sie von Haeckel als Archiblastula bezeichnet wurde, nicht zur Ausbildung gelangt, obwohl doch häufig die Placula eine durchaus einschichtige Umgrenzung der centralen Höhlung erkennen lässt. Auch wo, wie bei *Distaplia*, die Placula Kugelform zeigt, bleibt die Furchungshöhle winzig klein, und die an gegenüberliegenden Eipolen liegenden Zellen stossen zum Theil in der Mitte aneinander. Die die Furchungshöhle bildenden Lückenräume zwischen den Blastomeren sind wohl nicht nur von reinem Seewasser erfüllt, sondern es scheint, dass sie häufig auch eiweisshaltige Substanzen enthalten. Zum Theil sind diese sicher dadurch entstanden, dass einzelne Testazellen rückgebildet und in eine flüssige, homogene Substanz ganz allmählich übergeführt wurden. Andererseits aber scheint es auch, dass die Blastomeren selbst sich an ihrer Bildung betheiligen, sei es, dass sich kleine Stücke des Zellkörpers abschnüren und dann allmählich zerfallen und sich verflüssigen, sei es, dass die Zellen die Masse einfach ausscheiden, ganz ähnlich wie das Secret von Drüsenzellen.

b. Die Bildung der Gastrula.

Schon auf dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Placulastadium fanden wir das Zellmaterial, das die beiden primären Keimblätter liefert, gesondert, und wer auf dieses Moment das Hauptgewicht legt, wird ohne Bedenken bereits diesen jugendlichen Embryo als eine Gastrula bezeichnen.

Da aber eine Urdarmhöhle und ein Blastoporus erst später, und zwar in einer typischen Form, zur Ausbildung gelangen können, wird man erst auf diesem entwickelteren Stadium die Gastrulabildung als vollzogen betrachten dürfen.

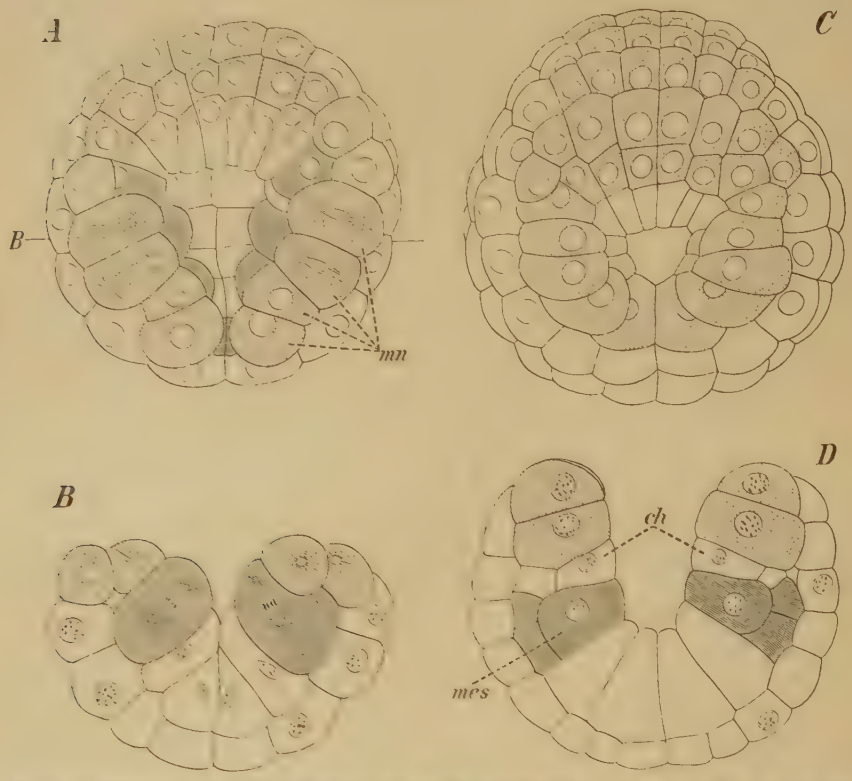
1. Am genauesten untersucht ist dieser Gastrulationsvorgang bei *Clavelina* und *Ciona*, und bei beiden Ascidien stellt er sich weder als eine reine Invagination, wie Kowalevsky und Metschnikoff angenommen hatten, noch als typische Epibolie dar, sondern hält gleichsam die Mitte zwischen beiden (Pseudembolie Davidoff's). Den Beginn der Umwachsung des Entoderms durch das äussere Keimblatt sieht man bereits auf dem zuletzt beschriebenen Placulastadium (Textfig. 153), indem im ganzen Umkreise des Entoderms auf der Dorsalseite Zellen der ursprünglich ventralen Schicht sichtbar werden. Ich hatte bei *Clavelina* beobachtet, dass dieses Hinüberwachsen nach der Rückenseite nicht an allen Stellen gleichmässig schnell erfolgt, sondern dass vorn die Umwachsung am raschesten, hinten nur sehr langsam vorschreitet, und an den Seiten liess sich dann von vorn nach hinten zu eine allmähliche Abnahme des Vorschreitens feststellen. Damit konnte ich die Form des Blastoporus auf verschiedenen Stadien der Gastrulaausbildung in Zusammenhang bringen, denn es zeigte sich der Urmund zuerst weit ausgedehnt über die ganze Rückenseite des Embryos, dann herzförmig, später unregelmässig spaltförmig und endlich als rundliche, kleine Oeffnung am dorsalen Hinterende (vergl. Fig. 12, Taf. XXVII). Während der Verschluss rechts und links im Allgemeinen ganz gleichmässig vorschreitet, so dass auf allen Querschnitten die Symmetrie gewahrt bleibt (Fig. 19, Taf. XXVII), ist vorn und hinten ein wesentlicher Unterschied vorhanden (Fig. 20).

Ganz anders stellt sich, wenigstens auf vielen Stadien, der Gastrulationsprocess nach den Befunden von Van Beneden und Julin dar. Diesen zufolge sollen die 4 dorsalen Blastomeren des 8zelligen Stadiums nicht nur das Entoderm, sondern auch einen Theil des äusseren Keimblatts bilden. Schon während der Furchung und dann auf dem Placulastadium rücken einzelne Derivate der dorsalen Blastomeren auf die Ventralseite, und diese sowohl wie eine Anzahl dorsal, an der Peripherie der Entodermschicht gelegene Elemente sind es hauptsächlich, die später im vollkommen entwickelten Gastrulastadium das Ektoderm der Dorsalseite darstellen. Diesen Unterschied gegenüber meinen Angaben erklärte zuerst Samassa (1894) dadurch, dass die belgischen Forscher in allen frühen Stadien ventral und dorsal verwechselt „und infolgedessen einen Theil des Ektoderms für das gesammte Entoderm, den Rest des Ektoderms aber und das Entoderm für das Ektoderm gehalten haben".

Weitaus am eingehendsten ist die Darstellung, die Castle vom Gastrulationsvorgang der *Ciona* gegeben hat. So wie ich es bei *Clavelina* gefunden hatte, schreitet auch hier der Verschluss des anfänglich mächtigen, die ganze Dorsalseite einnehmenden Blastoporus vorn viel rascher

vor als hinten (vergl. Textfig. 154, *A* u. *C*). Erst später, wenn der Urmund bereits eine kleine, dreieckige, am hinteren Dorsalende gelegene Oeffnung geworden ist, verwachsen seine Ränder zuerst hinten und dann erst vorn. Wenn aber auch der hintere Blastoporus zunächst nur sehr wenig sich nach vorn verschiebt, so erfolgt doch an dieser Stelle in stärkerem Masse als vorn eine Einstülpung solcher Zellen, die von den

Fig. 154.



A Dorsalansicht einer jungen Gastrula von *Ciona intestinalis*. *B* Querschnitt durch dieses Stadium, an der in *A* mit *B* bezeichneten Stelle geführt. *C* Dorsalansicht durch ein vorgeschritteneres Gastrulastadium. *D* Querschnitt einer ähnlichen Gastrula (durch die Mitte des Blastoporus geführt). (Nach Castle). $\frac{420}{1}$. *ch* = Chordabildende Zellen; *mn* = Blastomeren, die sich weiterhin in Muskel- und Nervenzellen sondern; *mes* = Mesenchym.

vier ventralen Blastomeren des 8zelligen Stadiums abstammen. So sieht man in Textfig. 154, *B*, die auf der Dorsalseite der Gastrula am weitesten gegen die Medianebene vorgerückten Ektodermzellen vorn noch ziemlich weit voneinander entfernt, während in der hintersten Blastoporusregion einzelne Ektodermzellen fast bis zur Mittellinie gelangt sind und sich gleichzeitig in die Tiefe gesenkt haben, so dass sie von den mehr seitlich gelegenen Zellen zum grossen Theil bereits überdeckt werden. In einer älteren Gastrula ist die Zahl der in die Tiefe gerückten Zellen der ursprünglich ventralen Schicht nicht nur am Hinterende grösser geworden,

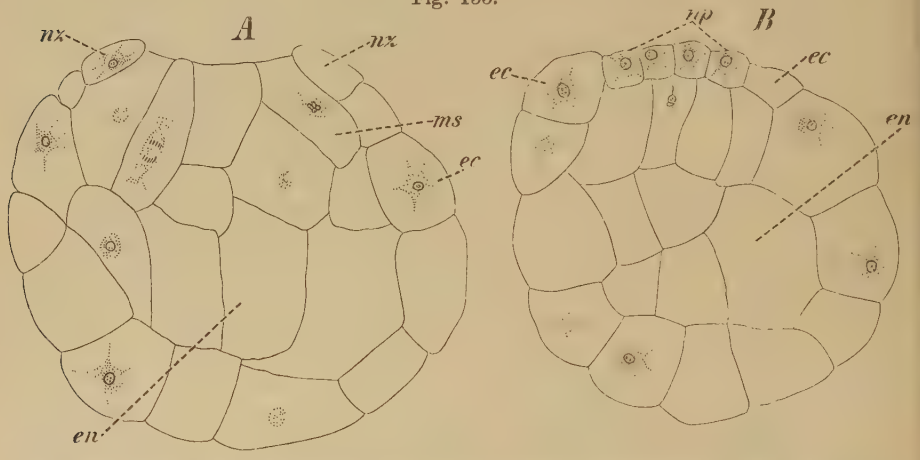
sondern auch weiter vorn haben sich solche Zellen eingestülpt, so dass sie ihrer allgemeinen Lage nach sich ganz so wie Entodermzellen zu verhalten scheinen (Textfig. 154, *D*). Doch können sie in Rücksicht auf ihr weiteres Schicksal nicht ohne Weiteres dem inneren Keimblatt zugezählt werden, denn zum Theil bilden sie das spätere Nervenrohr des Embryos, zum andern Theil freilich auch die Musculatur und selbst Partien des Mesenchyms. Auffallend erscheint allerdings in der von Castle gegebenen Darstellung, dass an einer bestimmten Stelle eine Verlagerung der Zellen eintreten muss, denn in der zuletzt erwähnten Abbildung sieht man Derivate der ventralen Blastomeren, die das Mesoderm bilden helfen *(mes)*, tiefer in die Urdarmhöhle eingestülpt als gewisse, die Chorda bildende Elemente, die von allem Anfang an dorsal lagen *(ch)*. Von weittragender Bedeutung ist aber gerade das Ergebniss von Castle's Untersuchung, dass solche Zellen, die den ursprünglichen Lagebeziehungen und auch dem histologischen Verhalten nach eine nähere Verwandtschaft mit dem äusseren Blatt zeigen, in die Tiefe rücken und den grössten Theil des Mesoderms liefern. Dadurch erscheint der embolische Process gegenüber dem epibolischen viel mehr in den Vordergrund gerückt, als es bei *Clavelina* der Fall ist, bei welcher die das innere Blatt umwachsenden Zellen der ventralen Placulaplatte nur zur Bildung des Nervenrohres sich einsenken und im Uebrigen ganz an der Oberfläche des jungen Embryos liegen bleiben (Seeliger, Van Beneden und Julin).

2. Während sowohl bei *Clavelina* als auch bei *Ciona* die dorsal sich einstülpenden und vom Ektoderm umwachsenen Entodermzellen eine verhältnissmässig umfangreiche Urdarmhöhle umschliessen, die auch in der vollkommen entwickelten Gastrula nachweisbar bleibt, tritt bei anderen Ascidien die Embolie des Entoderms und daher auch die frühzeitige Ausbildung einer Urdarmhöhle fast ganz zurück, und die Gastrulabildung erfolgt vornehmlich durch Epibolie. Davidoff hat zuerst auf ein derartiges Verhalten bei *Distaplia magnilarva* hingewiesen. Bei dieser Ascidie erfolgt im gesammten vorderen Theile des Embryos eine typische Umwachsung des Entoderms durch das dorsalwärts und von vorn nach hinten zu sich vorschiebende Ektoderm. Dieses stellt allenthalben ein einschichtiges Epithel dar, während die Entodermzellen sich rasch theilen, unsymmetrisch gegeneinander verschieben und eine solide, jedes Binnenraumes entbehrende Masse bilden (Textfig. 155). Im hinteren Embryonalabschnitt tritt der epibolische Process nicht in der gleichen Weise als alleinherrschend hervor, denn hier buchtet sich gleichzeitig das Entoderm an einer beschränkten Stelle nach innen zu ein und lässt eine kleine, nach aussen geöffnete Grube, die „Pseudogastralhöhle" entstehen, die von Davidoff als die rudimentäre Urdarmhöhle aufgefasst wird. Die Pseudogastralhöhle hat aber nur transitorische Bedeutung, denn sie verschwindet bald wieder, indem die Zellen ihrer Wand zusammenrücken und das Lumen vollständig ausfüllen. Eine wahre Urdarmhöhle fehlt daher bei

Distaplia, und nach Vollendung der Gastrulation bleibt der Embryo eine Zeit lang als ein ganz solides Gebilde ohne centralen Hohlraum bestehen (Sterrogastrula). Immerhin aber glaubt Davidoff, den vorderen und hinteren Theil der Gastrula als „epibolische" und „pseudembolische" Hälfte unterscheiden zu müssen.

Bei anderen Synascidien scheint im Verlaufe der Gastrulabildung gar keine Andeutung eines embolischen Processes mehr vorhanden zu sein, die „Pseudogastralhöhle" fehlt, die Gastrula ist eine typische Sterrogastrula und entsteht durch Epibolie *(Didemnum niveum, Diplosoma Listeri)*.

Fig. 155.



Zwei Querschnitte durch eine junge Gastrula der *Distaplia magnilarva*. (Nach Davidoff.) $^{142}/_{1}$. In *A* ist der Schnitt etwas hinter der Mitte, in *B* noch weiter hinten geführt. *ec* = Ektoderm; *en* = Entoderm, solid und mehrschichtig; *ms* = Mesenchymzellen; *np* = Nervenplatte; *nz* = Nervenzellen, später die Platte bildend.

Bei *Diplosoma* deutet Salensky eine kleine, von Testazellen erfüllte Grube im Entoderm nicht als Pseudogastralhöhle im Sinne Davidoff's, sondern als eine zufällige, durch den Druck der Testazellen entstandene Bildung.

Alle Gastrulaformen der Ascidien, die jüngeren sowohl als auch ganz besonders die älteren, sind dadurch ausgezeichnet, dass sich in ihnen bereits sehr verchieden differenzirte Zellen vorfinden, aus denen weiterhin verschiedene Organe und Gewebe ihren Ursprung nehmen. Dorsal liegt im Ektoderm in der Umgebung des Blastoporus eine hufeisenförmige Zellplatte (Textfig. 154, *A* u. *C*), die schon ältere Beobachter bemerkt und von dem übrigen Ektodermepithel histologisch verschieden gefunden haben. Es ist gewiss, dass aus diesen Zellen die Nervenplatte und später das Nervenrohr hervorgeht, vielleicht aber doch noch zweifelhaft, ob — wie Castle behauptet — auch die Schwanzmusculatur. Im eingestülpten inneren Blatt, das als primäres Entoderm bezeichnet wird, ist die histologische Differenzirung noch reicher. Die meisten Zellen, namentlich im vorderen Abschnitt, zeigen das normale Aussehen dotterreicher Entodermzellen, die später den Darm zu

bilden haben; gewisse Elemente unterscheiden sich von diesen durch die Form und Lage und erweisen sich als die Anlage zur Chorda (Fig. 21, Taf. XXVII), und an bestimmten Stellen endlich liegen im Entoderm die Mutterzellen für das Mesenchym, die allerdings auf jungen Stadien zumeist von den benachbarten Elementen histologisch sich kaum unterscheiden lassen (Textfig. 154). In dieser Beziehung kennzeichnet sich also die Entwickelung der Ascidien durch ein Vorauseilen der histologischen Sonderung gegenüber der anatomischen Gliederung des Embryos. Die Unterschiede im histologischen Verhalten der Gastrula einer Ascidie und des *Amphioxus* sind unverkennbar, denn in dieser herrscht eine auffallende Gleichförmigkeit in beiden Keimblättern. Die frühzeitige histologische Differenzirung im Ascidienkeim ermöglicht es, mit grösserer Sicherheit als anderswo die verschiedenen Organe des ausgebildeten Thieres bis in sehr frühe Embryonalstadien zurückzuverfolgen und von bestimmten Blastomeren und Blastomerengruppen abzuleiten.

c. Die Bildung des Mesoderms.

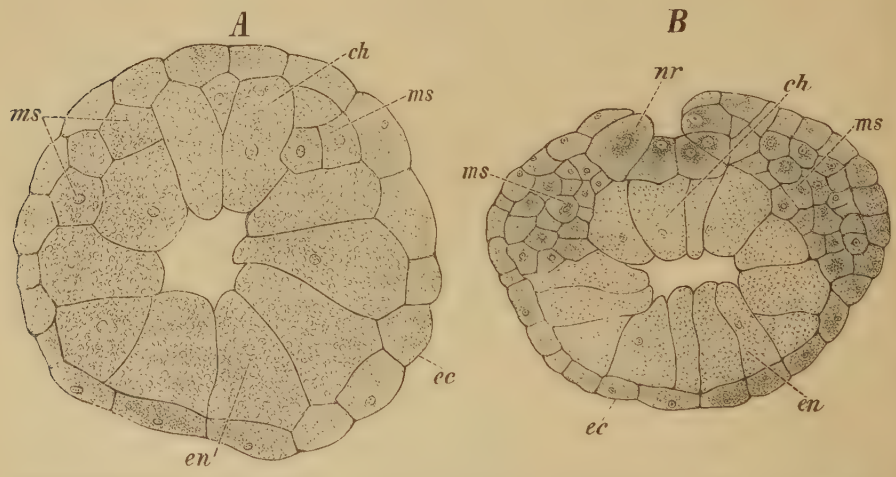
Die ersten ausführlicheren, freilich nicht zutreffenden Angaben über die Entstehung des Mesoderms im Ascidienembryo rühren von Kupffer (1870) her. Nach ihm stellt der Keim der *Ciona canina* nach Ablauf des Furchungsprocesses eine mehrschichtige Zellenmasse mit sehr kleiner Furchungshöhle dar. Somit liegen gleich von allem Anfang an, nachdem die Gastrulaeinstülpung erfolgt ist, zwischen dem äusseren und inneren Epithel Blastomeren, die weiterhin mesodermales Gewebe hervorgehen lassen. Ausserdem aber lösen sich später noch aus der äusseren Schicht des inzwischen mehrschichtig gewordenen „Darmsackes" Zellen ab, um das Material für Herz und Blutelemente zu liefern. Ganz anders stellt sich die Bildung des mittleren Blattet nach den Befunden Kowalevsky's (1871), Metschnikoff's*) (1872, 1882) und Seeliger's (1884) bei *Phallusia* und *Clavelina* dar. Darnach ist das Mesoderm entodermalen Ursprungs und besteht aus zwei symmetrisch gelegenen Zellstreifen, die im vorderen Körpertheil des Embryos mehrschichtig, im hinteren nur einschichtig und hier in der Regel drei Zellen breit sind. Die vorderen Mesodermzellen lösen sich bald aus ihrem Zusammenhang, runden sich ab und werden zu Blut- und Bindegewebszellen; die hinteren bilden die Schwanzmusculatur.

Allgemeine Aufmerksamkeit erregte es, als Van Beneden und Julin (1884, 1886) das Mesoderm der *Clavelina* auf paarige Ausstülpungen des Entoderms zurückführten, die durchaus den echten Cölomdivertikeln der

*) Es erscheint mir nicht überflüssig, an dieser Stelle darauf aufmerksam zu machen, dass Metschnikoff zuerst (1869) das Nervenrohr und die Schwanzmusculatur des Embryos aus einer gemeinsamen Anlage ableitete, die sich in zwei Partien spaltet. Er hat später diese Ansicht fallen lassen, und es ist daher um so bemerkenswerther, dass im Jahre 1896 Castle die alte Metschnikoff'sche Auffassung im Wesentlichen bestätigte.

Hertwig'schen Cölomaten gleichwerthig sein sollten. Wenn noch der Blastoporus als eine kleine Oeffnung am Hinterende besteht (Fig. 21, Taf. XXVII), treten weiter vorn die beiden Urdarmdivertikel, und zwar dorsal und seitlich neben der Chordaanlage auf (Fig. 9, Taf. XXIX). Die Zellen, die die Ausstülpungen bilden, sind kleiner als die anderen Entodermzellen, haben also bereits mehr Theilungen durchgemacht als diese, und der von ihnen umschlossene Raum ist als eine enterocöle Leibeshöhle zu betrachten, die allerdings später wieder vollständig schwindet. Damit schienen die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien zu Vertebraten und im Besonderen zu *Amphioxus* noch fester begründet und sicherer erwiesen zu sein. Leider hat aber kein späterer Beobachter, trotz aller darauf verwendeten Mühe und Sorgfalt, diese Cölomdivertikel wiederfinden können, weder bei der *Clavelina*, noch auch bei irgend einer anderen einfachen oder zusammengesetzten Ascidie. Es liegt daher die Vermuthung nahe, dass die belgischen Autoren beim Suchen nach Cölomdivertikeln im Ascidienembryo durch künstlich auftretende Rupturen und Lückenräume zwischen den Zellen sich haben täuschen lassen.

Fig. 156.



A Querschnitt durch eine *Clavelina*-Gastrula mit kleinem Blastoporus. $^{250}/_{1}$. *B* Querschnitt ungefähr durch die Mitte eines älteren Stadiums; Blastoporus bereits geschlossen, Hintertheil der Medullarrinne bereits zum Nervenrohr umgebildet. Ca. $^{250}/_{1}$. (Nach Davidoff.) *ch* = Chorda; *ec* = Ektoderm; *en* = Entoderm; *ms* = Mesenchym; *nr* = Nervenrinne, weiter hinten bereits zum Rohr geschlossen.

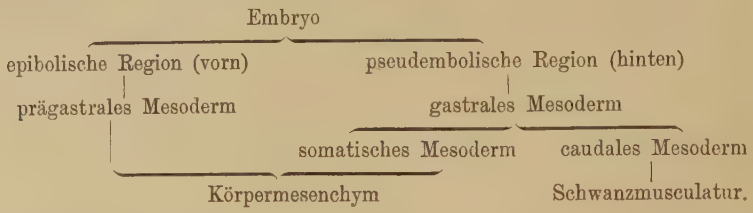
Davidoff, der wenige Jahre später ebenfalls *Clavelina Rissoana* untersuchte, fand die Mesodermbildung ganz anders verlaufend. Um die Unterschiede klar hervortreten zu lassen, habe ich zwei Copien von Davidoff's Zeichnungen, die alle ein vorzüglich conservirtes Material bezeugen, als Textfig. 156 hier eingefügt. In *A* sieht man ein sehr frühes Stadium; dorsal, rechts und links von der Chorda, liegen an der

Aussenseite des Entoderms, dem Ektoderm dicht angeschmiegt, einige wenige Mesodermzellen, die ihren Ursprung aus dem inneren Blatt deutlich erkennen lassen. Dieses Stadium ist jünger als das oben erwähnte, auf dem Van Beneden und Julin die Cölomdivertikel zu erkennen meinten, und beweist, dass die ersten Mesodermzellen zweifellos nicht aus Entodermdivertikeln hervorgehen können. Vielmehr entsteht das Mesoderm nach den Beobachtungen von Davidoff jederseits in der ganzen Länge des Embryos durch Theilung der Entodermzellen als eine einschichtige Lage von wenigen Zellen. Durch rasche Vermehrung wird das Mesenchym in der vorderen Region bald mehrschichtig. Der einzige Unterschied gegenüber den älteren Angaben Seeliger's besteht darin, dass niemals Entodermzellen, die sich an der Begrenzung des Urdarmlumens betheiligt haben, aus dem Epithelverbande austreten und ganz zu Mesodermelementen sich auftheilen sollen. Doch fällt dieser Gegensatz in den Befunden im Vergleich zu der hohen Uebereinstimmung in allen wesentlichen Puncten kaum ins Gewicht.

Auch Salensky schildert die Mesodermbildung bei einigen Synascidien *(Diplosoma Listeri, Didemnum niveum)* im Wesentlichen in der gleichen Weise. Befremdend erscheint bloss das Eine, dass jeder Mesodermstreifen bei *Diplosoma* in letzter Instanz aus einer einzigen Urmesodermzelle seinen Ursprung nehmen soll. Schon auf sehr frühen Embryonalstadien sollen die beiden Urmesodermzellen am Hinterende des Keimes, noch im epithelialen Verband des Entoderms ruhend, erkennbar sein. Etwas Aehnliches ist bei keiner anderen Tunicate bekannt, und überall nimmt das mittlere Blatt aus zahlreichen, über eine grössere Strecke vertheilten Entodermzellen seine Entstehung.

Die Darstellung, die Davidoff von der Mesodermbildung bei *Distaplia magnilarva* gegeben hat, lässt sich ebenfalls mit den Befunden bei *Clavelina* sehr gut in Uebereinstimmung bringen, und nur auf den ersten Anblick scheint es, als ob die Vorgänge sehr eigenartig verlaufen möchten. Die Besonderheiten erklären sich aus dem Verhalten des Entoderms, das wir schon zu Beginn des Gastrulationsvorgangs als eine solide, vielzellige Masse beobachten konnten (vergl. oben p. 743). Ungefähr in der Mitte dieser tritt später eine zunächst nur kleine Darmhöhle auf (Textfig. 159, *B*), während im vordersten Embryonaltheil, in dem sich nach Davidoff die Gastrula vorher durch reine Epibolie gebildet hatte, eine solide Entodermmasse bestehen bleibt. Im hinteren, sogenannten pseudembolischen Theil des Keimes entsteht das „gastrale oder axiale" Mesoderm aus paarigen, bilateralen Anlagen von Entodermzellen (Textfig. 155), die unter der Nervenplatte liegen. Diese functioniren gewissermassen als Mutterzellen für das Mesoderm, sie produciren nur Mesodermelemente, bleiben aber selbst als wahre Entodermzellen (?) bestehen. Später scheidet sich das gastrale Mesoderm in einen hinteren, caudalen, und einen vorderen Abschnitt, das sogenannte somatische Mesoderm. Im vorderen, epibolischen Gastrulaabschnitt bildet sich das „prägastrale

oder secundäre“ Mesoderm erst etwas später aus, und zwar entsteht es unsymmetrisch und nicht bilateral aus den vorderen, solid und mehrschichtig angeordneten Entodermzellen (sogenanntes prägastrales Entoderm), die nach und nach unter mehrfachen Theilungen sich vollständig in Mesenchym auflösen. Dieses Mesenchym stimmt durchaus mit dem vorderen gastralen Mesoderm, dem somatischen, überein, und beide vereinigen sich auch zur Bildung des einheitlichen Körpermesenchyms. In einer übersichtlichen Weise lässt sich der Vorgang der Mesodermbildung bei *Distaplia* durch folgendes Schema darstellen:

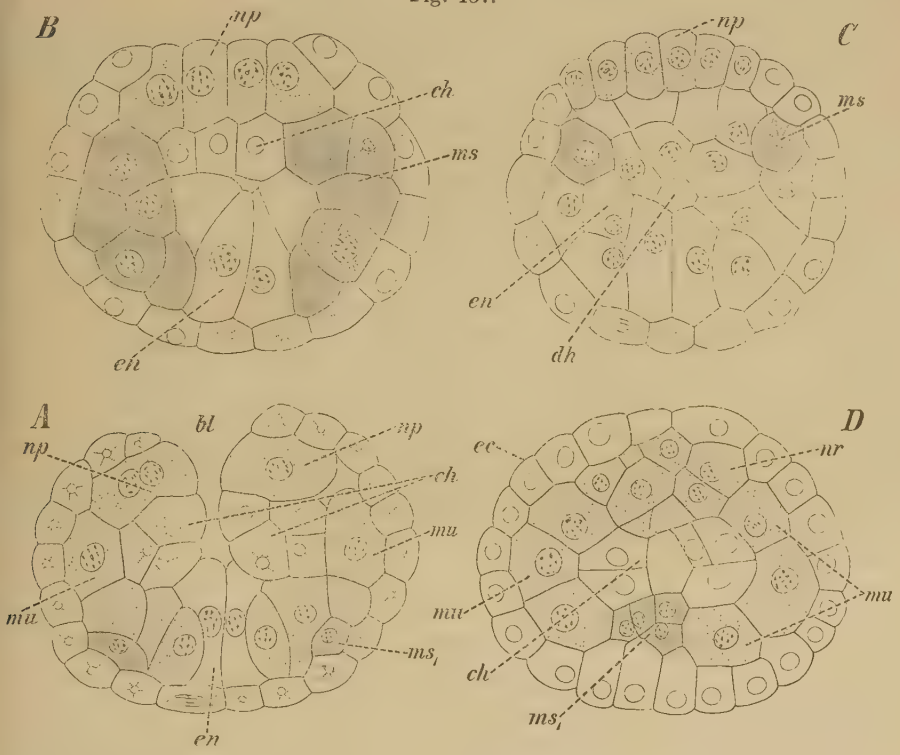


Es ist oben schon betont worden, dass die Entstehung des Mesoderms bei *Distaplia* nur scheinbar zu dem für *Clavelina* festgestellten Bildungsmodus in Widerspruch steht; im Wesentlichen stimmen beide Vorgänge überein. Das Mesoderm bildet sich in allen Fällen auf jeder Seite aus dem inneren Keimblatt, und bei *Distaplia* besteht nur im vordersten Körperabschnitt die erwähnte Unregelmässigkeit, die als eine Folge secundärer cenogenetischer Vorgänge unschwer zu erkennen ist. Sie wird bedingt durch das Verhalten des inneren Blattes an den betreffenden Stellen. Würde sich hier, wie bei anderen Ascidien, eine umfangreiche Urdarmhöhle ausbreiten, so würden jederseits die Mesodermstreifen als einheitliche, durch den ganzen Embryo sich hindurch erstreckende Gebilde deutlicher hervortreten, und die Anlage des mittleren Blattes wäre dann durchaus symmetrisch.

Symmetrisch bildet sich zwar auch das Mesoderm der *Ciona*, aber nach der letzten ausführlichen Darstellung Castle's unterscheidet sich doch der Vorgang von allen andern bisher bekannt gewordenen dadurch, dass die Mesodermanlage weder rechts noch links einheitlich ist, sondern sich aus ganz verschiedenen Zellen zusammensetzt. Genetisch verschieden sollen sich das Mesoderm des Hinterabschnitts, das die Schwanzmusculatur liefert, und das Mesenchym des vorderen Abschnitts verhalten. Das Auffallendste liegt, wie mir scheint, darin, dass — worauf schon oben (p. 745) in einer Anmerkung kurz hingewiesen wurde — die mesodermale Schwanzmusculatur und das Nervenrohr des hinteren Embryonalkörpers aus einer gemeinsamen, am Blastoporus gelegenen Zellgruppe hervorgehen. Schon auf jungen Gastrulastadien (Textfig. 154, *A* u. *C*) erscheinen diese Mutterzellen für das Nervensystem und die Schwanzmusculatur in hufeisenförmiger Anordnung um den Blastoporus und von den übrigen Ektodermzellen histologisch ziemlich deutlich verschieden. Während die vorderen wahrscheinlich weiterhin nur in die Nervenplatte

übergehen, enthalten die jederseits weiter hinten gelegenen *(mn)* die Anlagen für Musculatur und Nervenrohr noch vereinigt und ungetheilt. Erst weit später (Textfig. 157, *A* u. *D*), nachdem mehrere Zelltheilungen eingetreten sind, erscheinen Muskelzellen und Nervenzellen gesondert; aber trotz ihrer später so verschiedenen Functionen gleichen sie sich doch anfänglich histologisch in sehr hohem Grade. Alle diese Elemente

Fig. 157.



Vier Querschnitte durch Embryonen von *Ciona intestinalis*. (Nach Castle.) $^{560}/_{1}$. *A* Schnitt durch den Blastoporus, *B* Schnitt ungefähr durch die Mitte, *C* Schnitt durch den Vordertheil eines Stadiums, das etwa dem in Textfig. 158, I, im Längsschnitt abgebildeten entspricht. *D* Schnitt durch das Hinterende eines beträchtlich älteren Embryos. *bl* = Blastoporus; *ch* = Chordazellen; *dh* = Darmhöhle; *en* = Entoderm oder darmbildende Zellen; *ms* = Mesenchym; *ms,* = Mesenchymzellen im späteren Schwanzabschnitt; *mu* = Schwanzmusculatur; *np* = Nervenplatte resp. die sie bildenden Nervenzellen; *nr* = Nervenrohr.

stammen in letzter Instanz aus den beiden hinteren ventralen Blastomeren des 8zelligen Furchungsstadiums, die dem äusseren Keimblatt zugehören, und daraus ergiebt sich der überraschende Schluss, dass nach Castle die Schwanzmusculatur der Ascidienlarve vom Ektoderm aus gebildet wird.

Auch das Mesenchym des Vorderkörpers soll nach Castle nicht aus einer ganz einheitlichen Anlage hervorgehen. Auffallend erscheint es, dass die das Mesenchym bildenden Zellen bei *Ciona* sich sehr frühzeitig

differenziren und bei den folgenden Theilungen keine Zellen mehr hervorgehen lassen, die noch zu anderen Geweben als nicht mesenchymatösen werden könnten. Schon auf dem 48zelligen Furchungsstadium sind die meisten Mesenchymmutterzellen gesondert, und auf den ersten Gastrulastadien scheinen es sämmtliche zu sein. In den Textfiguren 153, 154 und 157 sind die Mesenchymzellen durch den dunkleren Ton von allen anderen Elementen leicht unterscheidbar dargestellt. Die in Fig. 153 abgebildete Placula scheint nur noch ein Zellpaar (die dorsalen Seitenzellen in Fig. *B*) zu besitzen, in welchem die Anlagen für Mesenchym- und Ektodermelementen noch vereinigt sind. Aus der Abbildung, die Castle gegeben hat, lässt sich ohne Weiteres entnehmen, dass Abkömmlinge sowohl der vier ventralen wie der vier dorsalen Blastomeren des 8zelligen Stadiums zu Mesenchymzellen werden, dass also die einen dieser letzteren dem Ektoderm, die anderen, weniger zahlreichen, dem Entoderm näher verwandt sind. Doch prägt sich dieser Unterschied in der Herkunft der Mesenchymzellen in ihrer histologischen Beschaffenheit nicht aus, wie sich namentlich aus Textfig. 157 entnehmen lässt. Im Gegensatz ferner zu dem, was aus der Entwickelung von anderen Ascidien bekannt geworden ist, sollen bei *Ciona* auch noch im hintersten Embryonalabschnitt neben der Schwanzmusculatur Mesenchymzellen in grösserer oder geringerer Zahl vorkommen (Textfig. 157, *A* u. *D*). Es würde sich das daraus erklären, dass bei *Ciona* das Mesenchym nicht einfach den vordersten, die Schwanzmusculatur den hintersten Abschnitt einer ursprünglich einheitlichen Mesodermanlage darstellen, sondern dass diese beiden Theile sich aus ganz verschiedenen embryonalen Zellgruppen herleiten, die im Hinterende der Gastrula nebeneinander liegen können.

Diese Eigenthümlichkeiten, die die Mesodermbildung der *Ciona* auszeichnen sollen, lassen vielleicht den Wunsch nach einer erneuerten Prüfung dieser Entwickelungsvorgänge, die von anderer Seite bisher keine Bestätigung erfahren haben, nicht ungerechtfertigt erscheinen.

4. Die Umbildung der Gastrula zum jungen geschwänzten Embryo.

Zuweilen erweist sich das Hinterende schon älterer Gastrulastadien mehr oder minder deutlich verjüngt, so dass der Embryo etwa ein birnförmiges Aussehen zeigt. Nach Verschluss des Blastoporus prägt sich der Gegensatz zwischen dem Vorder- und Hinterabschnitt immer schärfer aus, und bald erscheint dieser wie ein gebogener, hornähnlicher Anhang an dem umfangreicheren Vorderkörper. Die Organisation beider Abschnitte ist eine völlig verschiedene, denn der hintere stellt lediglich die Anlage des Ruderschwanzes dar und enthält kein Darmlumen, sondern ausser dem Stützorgan nur die die Locomotion besorgende Musculatur und einen Theil des Nervensystems. Die Grenze zwischen Rumpf und Schwanz ist insofern keine ganz scharfe, als Chorda und Musculatur sich häufig

ziemlich weit nach vorn in den vorderen, das Darmrohr beherbergenden Theil hinein erstrecken. Anfänglich krümmt sich der Schwanzanhang ziemlich regelmässig in der Art, dass er, ohne aus der Medianebene in auffallender Weise herauszutreten, seine Ventralseite der Bauchseite des Rumpfabschnittes anschmiegt (Fig. 1 u. 2, Taf. XXVIII). Wenn er später eine ansehnlichere Länge erreicht hat, treten in der Regel mehr oder minder auffallende Störungen des symmetrischen Verhaltens ein, und häufig *(Clavelina)* wächst das Schwanzende nach der rechten Körperseite hinüber, um eine unregelmässige Spiraltour auszuführen. Gleichzeitig erfolgt eine Drehung des Schwanzes um die eigene Axe, eine Drehung, die aber höchstens 90° beträgt und die ursprünglich dorsal gelegene Region nach links, die ventrale nach rechts hinüberrücken lässt. Im Querschnitt erscheint die Schwanzanlage zumeist ausgesprochen drehrund, im entwickelten Zustand allerdings, nach Ausbildung des Cellulosemantels, ist die Gestalt des Ruderorgans eine andere.

Die Entwickelungsperiode, die in diesem Abschnitt geschildert werden soll, wird demnach in erster Linie durch die Sonderung des anfänglich einheitlichen Embryonalkörpers in zwei Abschnitte gekennzeichnet, und diese wird bedingt durch die Entwickelung der Chorda und Musculatur im hinteren, durch das Auftreten der Entodermhöhle im vorderen Theil. Von wesentlicher Bedeutung für die Embryonen dieser Stadien ist das Auftreten des primären Nervenrohres auf der Dorsalseite, und zwar erfolgt die Bildung auf der ganzen Länge des Keimes im Bereiche beider Leibesabschnitte.

a. Der Verschluss des Blastoporus und die Entstehung des Nervenrohres.

Den Blastoporus vorgerückterer Gastrulastadien fanden wir oben als eine kleine Oeffnung auf der hinteren Dorsalseite des Keimes. Schon in jüngeren Embryonen (vergl. Textfig. 154, *C*, p. 742) erscheint der ganze Blastoporus von den das Nervensystem bildenden Zellen umgeben, und vor dem Urmund stellen diese eine besondere, noch ganz im Verband des Ektoderms gelegene Zellplatte dar, die sich bis ins Vorderende erstreckt. Die Art und Weise, wie der Blastoporus sich schliesst, hängt eng zusammen mit der Bildung der Nervenplatte und deren Umgestaltung zum Neuralrohr, und es ist das Verdienst von Kowalevsky (1871), zuerst nachgewiesen zu haben, dass bei *Phallusia* während einer bestimmten Periode der alte Blastoporus bestehen bleibt und eine Verbindung zwischen der Urdarmhöhle und dem hinteren Ende des im Entstehen begriffenen Nervenrohres darstellt. Diese Communication, der Neurointestinalcanal, findet sich in durchaus der gleichen Weise beim *Amphioxus*, nur erhält sie sich hier längere Zeit offen. Noch in seiner ersten Arbeit nahm Kowalevsky (1866) an, dass der Gastrulamund sich schliesst, dass aber an derselben Stelle die Analöffnung entstehe, während Metschnikoff die Ascidiengastrula für eine orale hielt. Kupffer hat, wie Metschni-

koff, vorn und hinten im Embryo verwechselt und den Blastoporus an das Vorderende verlegt, dem gegenüber hinten der Schwanz hervorwachsen sollte. Metschnikoff hat sich später (1872) vollständig der richtigen Darstellung Kowalevsky's angeschlossen, und diese wird jetzt, insoweit sie die Lagebeziehungen des Blastoporusrestes betrifft, von keiner Seite mehr bestritten. Nur insofern lauten die Angaben der Autoren über die verschiedenen Ascidienarten verschieden, als bei manchen Formen der Blastoporus sich sehr frühzeitig vollständig schliesst, bevor noch ein wirkliches Nervenrohr entwickelt ist, und dann kann ein wahrer Neurointestinalcanal nicht zur Ausbildung gelangen.

Bei der Bildung des primären Nervenrohrs des Embryos lassen sich zwei Entwickelungsphasen unterscheiden: erstens die Entstehung der Nervenplatte und zweitens die Umbildung der Platte zur Röhre. Wenn auch beide Vorgänge ganz allmählich und ohne scharfe Trennung ineinander übergehen, wird es sich doch empfehlen, im Interesse einer leichteren Verständlichkeit des ziemlich verwickelten Entwickelungsverlaufs sie hier möglichst auseinanderzuhalten.

1. In genau der gleichen Weise, in welcher der über die ganze Rückenseite ausgebreitete Blastoporus der jungen Embryonen sich schliesst, schreitet die Ausbildung der Neuralplatte von den Seiten nach der Medianebene zu und vor allem von vorn nach hinten zu vor, denn es ist, wie erwähnt, der Urmundrand von den später das Nervensystem bildenden Zellen umgeben. Diese schliessen sich daher zuerst vorn, vor dem Blastoporus, in der Medianebene zur Bildung einer einschichtigen Nervenplatte zusammen, während sie weiter hinten, rechts und links vom medianen Urmund, jederseits als ein seitlicher Streifen zu erkennen sind. Die Nervenanlage hat daher auf diesem Stadium etwa Hufeisenform. In jüngeren Embryonen scheinen zuweilen die beiden Schenkel des Hufeisens hinten frei zu endigen, später aber finden sich auch hinter dem Blastoporus Nervenzellen, und die ganze Anlage hat damit eine vollkommene Ringform gewonnen. Allerdings ist der Zellring vorn am breitesten, hinten und seitlich viel schmäler. Ist der Blastoporus zu einer winzigen Perforation am dorsalen Hinterende des Embryos geworden, so haben sich auch die seitlichen Theile des Zellrings zur Nervenplatte median verbunden, und schliesslich folgen auch die hintersten Nervenzellen nach, so dass die mediane Platte vollständig ausgebildet erscheint. Darin, dass diese Zellen durchaus dem äusseren Keimblatt zuzurechnen sind, stimmen alle Autoren überein.

Nach Davidoff besteht bei *Distaplia magnilarva* dieser den Blastoporus von allem Anfang an vollkommen umschliessende Nervenzellring zunächst nur aus einer einzigen Zellreihe, und die Elemente stimmen in Grösse und Configuration noch mit den benachbarten Ektodermzellen überein. „Später aber, noch vor der vollkommenen Ausbildung der Nervenplatte, theilen sich diese Zellen, und so entstehen jederseits zwei Reihen von Nervenzellen, so dass auf dem Querschnitte die Nervenplatte

Erklärung von Tafel XXIX.

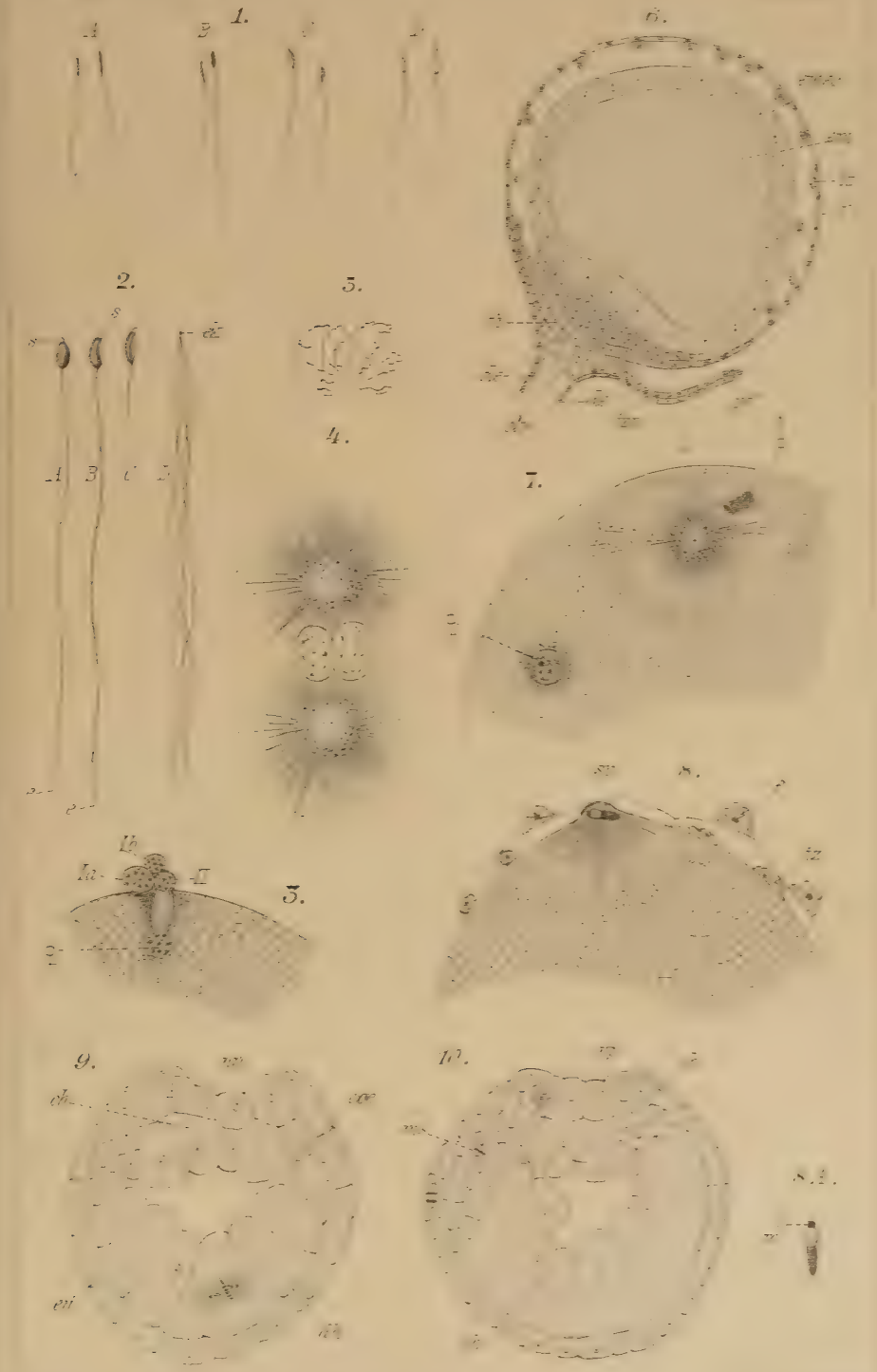
Ascidien.

Fig.

1. Spermatozoen verschiedener Ascidien. $\frac{520}{1}$.
   A. Zwei Spermatozoen von *Polycarpa varians*. (Nach Roule.)
   B. Spermatozoen von *Styela plicata*. (Nach Roule)
   C. Spermatozoen von *Cynthia papillosa*. (Nach Roule.)
   D. Spermatozoen von *Molgula roscovita*. (Nach Lacaze-Duthiers.)
2. Spermatozoen von *Ciona intestinalis*. (Nach Ballowitz.) Winkel homog. Immers. $^1/_{24}$.
   A. Spermatosom (Kopf in Flächenansicht) nach Behandlung mit Osmiumsäuredämpfen.
   B. Spermatosom nach gleicher Fixirung, Kopf in Kantenansicht.
   C. Vorderstück eines Spermatozoons nach Gentianafärbung; nach einem Canadabalsampräparat gezeichnet.
   D. Fibrillärer Zerfall des Axenfadens der Geissel, nach Maceration in 3 % Chlornatriumlösung.
   e = Endstück des Axenfadens; *ek* = Endknopf des Axenfadens.
   s = Spitzenstück des Kopfes.
3. Ei der *Phallusia mammillata* mit Richtungskörpern. (Nach Hill.)
   Ia u. Ib. Die beiden Tochterzellen des ersten Richtungskörpers. II. Zweites Richtungskörperchen in Bildung. ♀ = weiblicher Vorkern.
4. Copulation der beiden Vorkerne im *Phallusia*-Ei. (Nach Hill.)
5. Ei- und Spermakern der *Ciona intestinalis* in Contact; beide in der Knäuelphase. (Nach Boveri.) Zeiss Immers. K.
6. Schematische Darstellung der Befestigung eines *Fragarium*-Embryos an der Wand des Brutraumes. Placentabildung Salensky's.
   cle = Cloakenepithel; *clw* = Cloakenwand (Epithel + Mesenchym ?); *em* = Embryo; *emec* = Ektoderm des Embryos; *f* = Follikel; *fp* = Follikelplatte, verdickte Region der Festheftung; *pf* = sog. Placentafalte; *tz* = Testazellen; *tzp* = Testazellenplatte. Diese und die Follikelplatte bilden die sog. Placenta foetalis.
7. *Phallusia*-Ei 10 Minuten nach der künstlichen Befruchtung. (Nach Hill.)
   ♀ ♂ = weiblicher und männlicher Vorkern; *c* = Centrosom des Spermatosoms.
8. *Phallusia*-Ei wenige Minuten nach der Besamung. (Nach Hill.)
   f = Follikelzellen; *sp* = Spermakopf; *tz* = Testazellen.

8A. Der eingedrungene Spermakopf stärker vergrössert.
   c = Centrosom (?); *m* = Mittelstück.

9. Querschnitt durch eine ältere Gastrula der *Clavelina Rissoana* (Fig 21, Taf. XXVII zeigt das gleiche Stadium in Längsansicht). (Nach Van Beneden und Julin.) Zeiss Obj. B.
10. Querschnitt durch ein älteres Entwickelungsstadium der *Clavelina* (Fig. 22, Taf. XXVII zeigt dasselbe Stadium in Längsansicht). (Nach Van Beneden und Julin.) Hartn. Obj. 5.
   ch = Chorda; *coe* = Cölomsäcke; *dh* = Urdarmhöhle; *en* = Entoderm; *ms* = Mesoderm; *np* = Nervenplatte.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
8.1.

Erklärung von Tafel XXX.

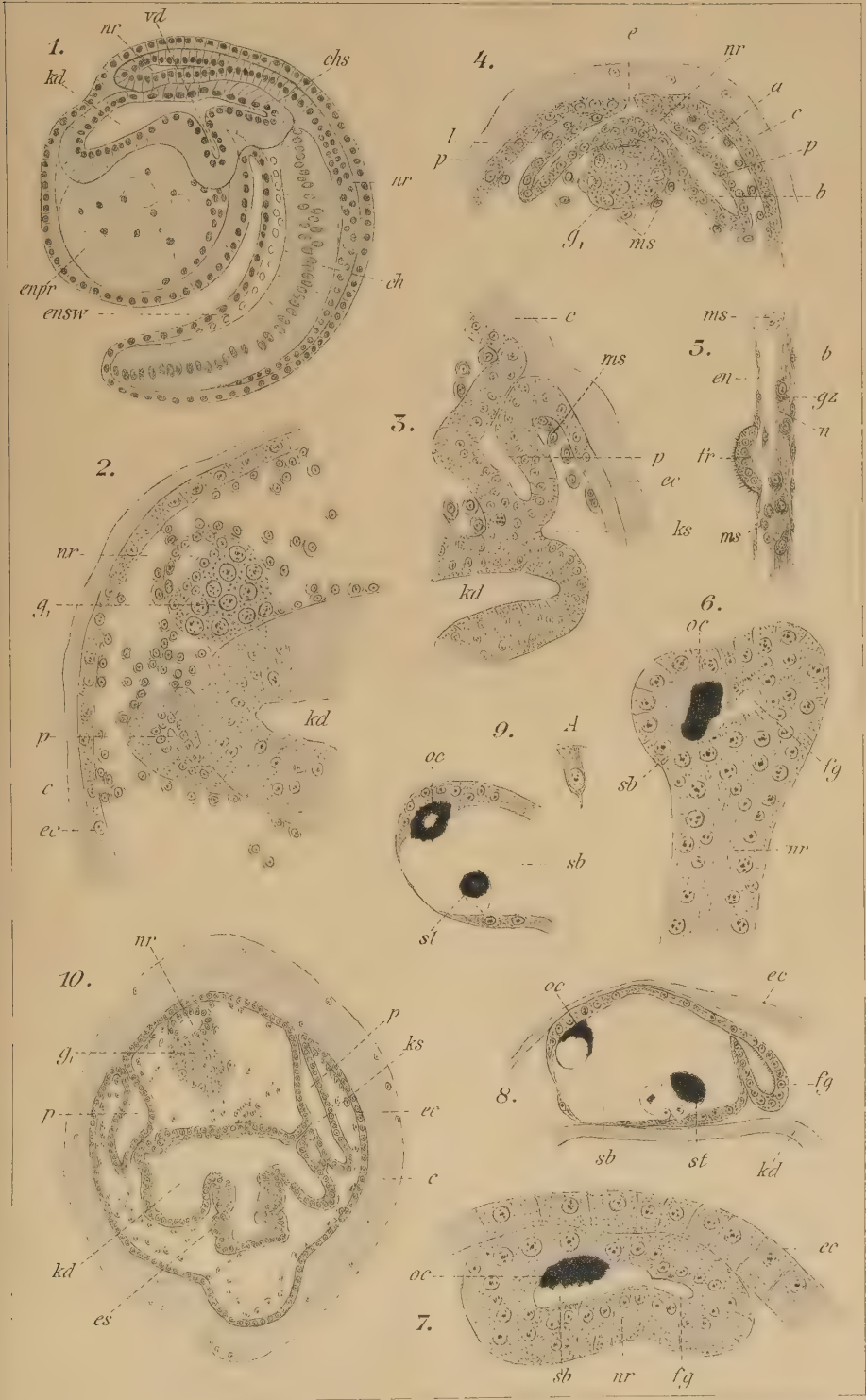
Ascidien.

Fig.

1. Embryo von *Didemnum niveum* von links gesehen. (Nach Salensky.) $\frac{240}{1}$.
2. Aus einem Querschnitt durch einen *Clavelina*-Embryo; Nervenrohr und Rumpfganglion, dorsales hinteres Blindende des rechten Peribranchialraums sind getroffen. $\frac{355}{1}$.
3. Schnitt durch die rechte Peribranchialeinstülpung eines etwas jüngeren *Clavelina*-Embryos. $\frac{355}{1}$.
4. Schnitt durch die Vereinigungsstelle der beiden Peribranchialbläschen, Bildung der Egestionsöffnung im letzten Embryonalstadium, kurz vor Sprengung der Follikelhaut. $\frac{230}{1}$.
5. Längsschnitt durch die dorsale Kiemendarmwand einer festgesetzten Larve, die jederseits 2 Kiemenspaltenreihen entwickelt hat (vergl. Fig. 6, Taf. XXVIII). Der Flimmerreifen zwischen den beiden Spaltenreihen ist quer, der dorsale Nervenstrang der Länge nach durchschnitten. $\frac{355}{1}$.
6. Frontaler Längsschnitt durch den Vorderabschnitt des Nervenrohres eines *Clavelina*-Embryos; Theilung in Sinnesblase und Flimmergrube. $\frac{355}{1}$.
7. Etwas schräg geführter Querschnitt durch dieselbe Region eines ähnlichen Embryos. $\frac{355}{1}$.
8. Querschnitt durch die Sinnesblase einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve, die abnormaler Weise zwei Statolithen trägt. $\frac{250}{1}$.
9. Ein folgender Schnitt derselben Serie. $\frac{250}{1}$.

   A. Sehzelle aus dem Auge einer anderen freischwimmenden Larve. $\frac{550}{1}$.
10. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfabschnittes einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve, bei der die Cloake und Egestionsöffnung noch nicht ausgebildet sind. $\frac{145}{1}$.

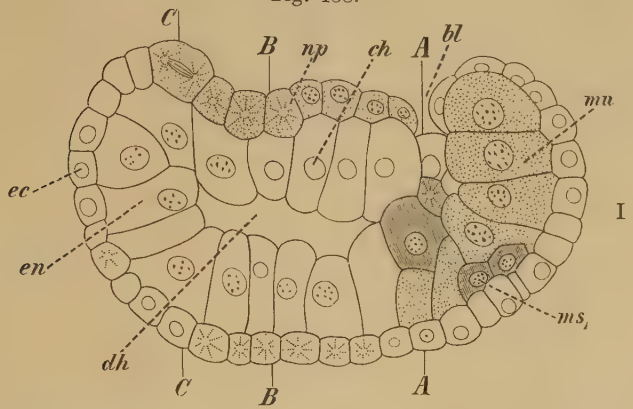
chs = sog. Chordasack, Hinterende der Kiemendarmanlage; *enpr* = sog. prägastrales Entoderm; *ensw* = Entodermzellstrang des Schwanzes; g_1 = sog. Rumpfganglion; *gz* = Ganglienzellen; *st* = Statolithenzelle; *vd* = Anlage des aufsteigenden Astes des Verdauungstractus oder des Intestinums.



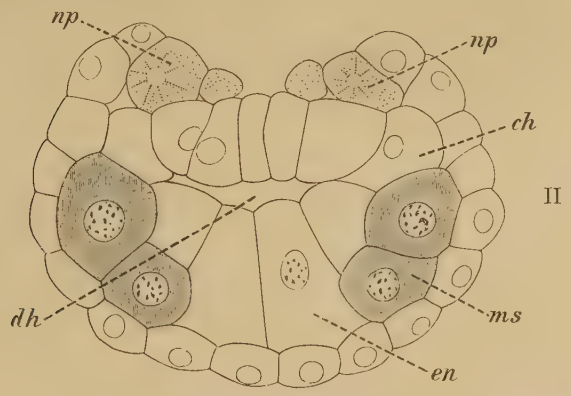
Lith. Giesecke & Devrient

sich in der Regel aus 4 Zellen zusammengesetzt zeigt." Im Gegensatz zu anderen Ascidien sollen aber bei *Distaplia* die Nervenzellen zuerst am Hinterende nicht nur in histologisch eigenartiger Weise gegenüber den

Fig. 158.



Längsschnitt durch einen *Ciona*-Embryo mittleren Alters. Mit *A*, *B* und *C* sind die Stellen bezeichnet, durch welche die in Textfig. 157 abgebildeten und mit den gleichen Buchstaben bezeichneten Querschnitte geführt wurden.



Querschnitt durch einen jungen Embryo, dessen Blastoporus bereits sehr eng geworden ist. Der Schnitt hat die vor dem Urmund gelegene Region getroffen.
Buchstabenbezeichnungen wie in Textfig. 157, p. 749. (Nach Castle.) $^{580}/_{1}$.

anderen Ektodermzellen sich differenziren, sondern auch hier und nicht am Vorderende zuerst zur Nervenplatte median zusammenstossen. (Vergl. Textfig. 155 u. 159). Auch Salensky behauptet, dass bei *Diplosoma* und *Didemnum* die Neuralplatte sich zuerst „am hinteren Ende der dorsalen Fläche des Embryos" bilde. Bei *Clavelina* erscheint die Neuralplatte an vielen Stellen im Querschnitt in einem ganz ähnlichen Bild wie bei *Distaplia*, wenngleich auf früheren Stadien ein durchaus regelmässiger ein- und später zweireihiger Nervenring nicht vorhanden zu sein scheint.

Wie der die Gastrulabildung behandelnde Abschnitt zeigte, fehlt nach vollzogenem Verschluss des Urmunds eine eigentliche Gastrularaphe, wenngleich das ursprünglich bilaterale Auftreten der die Nervenplatte bildenden Zellen sich auch später längere Zeit noch dadurch verräth, dass die von der rechten und linken Körperhälfte stammenden Elemente in einer die Medianebene mehrfach zickzackförmig schneidenden Linie mit einander verwachsen. So wie fast alle anderen Autoren, sah auch ich in der Medianebene gleichzeitig beide Keimblätter zusammenstossen und verwachsen, so dass an allen Stellen über dem Entoderm zugleich auch der Ektodermschlauch dorsal und median vollkommen geschlossen erschien. Ich muss es daher an dieser Stelle als besonders auffallend hervorheben, dass Castle bei *Ciona* im Bereiche des alten Urmunds zuerst das Entoderm und später erst das Ektoderm in der Medianebene sich schliessen sah, und daher zeichnet er (Textfig. 158, II) dorsal über der Chordaanlage noch keine vollkommen continuirliche Nervenplatte, sondern lässt diese stellenweise noch aus zwei getrennten Hälften bestehen. Das innere Blatt liegt daher hier noch unbedeckt vom Ektoderm frei an der Oberfläche. Sehr ähnlich, wenn allerdings auch nicht vollkommen übereinstimmend, weil es sich um eine Sterrogastrula handelt, muss sich in dieser Beziehung *Distaplia magnilarva* nach der Darstellung Davidoff's (1891, Taf. XIX, Fig. 22) verhalten.

In einer etwas andern Weise vollzieht sich bei *Ciona* auch die erste Bildung der Nervenplatte. Denn während sonst überall die später das Nervensystem aufbauenden Zellen sich frühzeitig vom übrigen Ektoderm sondern und keine Elemente für andere Gewebsformen mehr enthalten, sollen nach Castle bei *Ciona* die hinteren Zellen der hufeisenförmig den Blastoporus umgebenden Anlage gleichzeitig Mutterzellen des Nervengewebes und der Schwanzmusculatur darstellen. Vor dem Blastoporus bildet die Anlage der Nervenplatte einen 1 bis 2 Zellen breiten Bogen, die 4 Zellen aber, die jederseits den hinteren Rand des noch ansehnlich weiten Urmunds begrenzen (vergl. Textfig. 154, *A*, *mn*, p. 742), werden von Castle als Neuro-Muscular-Blastomeren bezeichnet und theilen sich weiterhin erst in Muskel- und Nervenzellen. Diese Theilung vollzieht sich erst nach vollendetem Verschluss des Blastoporus (Textfig. 157, *D*), und solange dieser besteht, sind noch immer die hintersten, wenngleich schon in die Tiefe gerückten Zellen der seitlich den Urmund begrenzenden Streifen Mutterzellen für Nervenrohr und Schwanzmusculatur (Textfig. 154, *C*). Vorn aber ist die mindestens 4 Zellen breite Nervenplatte fertig gebildet.

2. Die Umbildung der Nervenplatte zum Nervenrohr schreitet in umgekehrter Richtung als die Ausbildung der Neuralplatte selbst vor, denn sie beginnt hinten und greift allmählich immer weiter nach vorn über. Es sind daher in einem Embryo die jüngeren Stadien der Nervenrohrbildung vorn, die älteren hinten zu beobachten. Im Wesentlichen vollzieht sich der Vorgang überall in gleicher Weise: es

bildet sich eine langgestreckte Einsenkung und Einfaltung der gesammten Nervenplatte, die schliesslich zu einer vollkommenen Abschnürung des eingestülpten Medianstreifens vom übrigen Ektodermepithel führt. Im Einzelnen bieten aber die Art und Weise der Umformung der Neuralplatte zum Medullarrohr bei den verschiedenen Ascidien gewisse Verschiedenheiten dar, die hier nicht alle ganz unerörtert bleiben dürfen.

Schon kurze Zeit nachdem die Einstülpung am Hinterende aufgetreten ist, hat sich die Einsenkung so weit nach vorn zu ausgedehnt, dass das von allen Autoren beschriebene rinnenförmige Stadium gewonnen erscheint. Die Rinne ist hinten am tiefsten und flacht sich nach vorn zu immer mehr ab, um freilich in den meisten Fällen auch breiter zu werden. Es hängt das zum Theil auch damit zusammen, dass die noch flach ausgebreitete Neuralplatte häufig bereits vorn beträchtlich breiter ist als hinten. Der eingefaltete Theil der Platte ist als Neural- oder Medullarrinne, die Seitentheile, die den Uebergang zum ektodermalen Hautepithel vermitteln, sind als Medullarwülste bezeichnet worden. Diese letzteren springen häufig als besondere Gebilde nur kaum merklich hervor, bei manchen Embryonen aber (*Clavelina*, *Distaplia*, stellenweise bei *Ciona*, vergl. z. B. Textfig. 158, II) erheben sie sich recht ansehnlich und bilden, wenn die Einsenkung sich über die ganze Nervenplatte ausdehnt, am Vorderende einen manchmal recht grossen, nach hinten zu offenen Bogen. Bei *Clavelina Rissoana* fanden Van Beneden und Julin die Medullarwülste oder die Ränder der Medullarplatte nicht glatt und bogenförmig, sondern stellenweise ziemlich scharfkantig verlaufend. Die Zellen, die die Höhe der Medullarwülste einnehmen, die sogenannten Kantenzellen, scheinen, worauf besonders Davidoff hingewiesen hat, in den meisten Fällen (in allen?) durch ihren indifferenten Charakter völlig mit den Elementen des Hautepithels übereinzustimmen, während alle von ihnen umgrenzten Zellen frühzeitig zu nervösen Elementen sich differenziren.

Während die Nervenplatte zum Nervenrohr sich umformt, scheinen die Kantenzellen der Medullarwülste nicht immer das gleiche Schicksal zu erfahren. Nach Davidoff sollen die Kantenzellen bei *Distaplia* im hinteren Embryonalabschnitt, insoweit sie hier überhaupt als deutliche Bildungen auftreten, an dem Aufbau des Nervenrohres keinen Antheil haben, sondern sämmtlich im Hautepithel verbleiben, im vorderen*) dagegen als Dachzellen des Medullarrohrs dessen dorsalen Medianstreifen bilden. Diese Dachzellen treten in Querschnitten in der Zweizahl auf und gleichen zunächst, obwohl bereits das Nervenrohr geschlossen erscheint, in ihrem feineren Bau den Hautepithelzellen; erst später differenziren sie sich zu solchen Nervenzellen, wie sie sich im übrigen Bereich des Neuralrohrs finden. Auch bei *Didemnum niveum* fand Salensky auf der Dorsalseite des Nervenrohrs einen zwei Zellen breiten Streifen von

*) Nach Davidoff ist noch ein dritter, vorderster Abschnitt des Nervenrohrs zu unterscheiden, in dem die Bildung wieder auf eine besondere, an dieser Stelle nicht näher zu erörternde Weise erfolgen soll.

„Dachzellen“. Doch muss ich darauf aufmerksam machen, dass in den Abbildungen ein histologischer Gegensatz dieser Dachzellen zu den übrigen Elementen des Nervenrohrs nicht hervortritt und daher eine besondere Bezeichnung für die dorsalen Nervenzellen kaum gerechtfertigt erscheint. Bei *Diplosoma Listeri* sollen die Dachzellen nur in einer Reihe angeordnet sein, und im Querschnitt besteht daher das Nervenrohr an den bestimmten Stellen aus 5 Zellen. Prüft man aber die betreffenden Abbildungen Salensky's, so findet man in der Figur (24, *C*), die den Beweis liefern soll, zwar die Bezeichnung „Dachzelle“ eingetragen, aber an dieser Stelle ist keine Zelle, sondern nur ein Lückenraum vorhanden, so dass die Nervenanlage als eine vom Ektoderm überdeckte Rinne, und nicht als Rohr erscheint. Dieser Befund scheint mir deshalb besonders bemerkenswerth, weil ich selbst früher (1884) die Ansicht vertreten hatte, dass bei *Clavelina* die Umwandlung der in die Tiefe gerückten Nervenplatte zum Rohr in einer ganz ähnlichen Weise vor sich gehe, wie es Hatschek für den *Amphioxus* beschrieben hatte. Ich nahm an, dass sich über der eingesenkten Nervenplatte das ektodermale Hautepithel schliesst, bevor noch die Rinne zur Röhre sich vollständig geschlossen hätte. Meine am lebenden Object gemachten Beobachtungen wurden aber von keiner Seite bestätigt, und ich war daher der Meinung, dass ich die Dachzellen übersehen und die in Wirklichkeit bereits gebildete Röhre für eine noch dorsal offene Rinne gehalten habe.

Uebrigens bedeutet meines Erachtens das Vorhandensein oder Fehlen besonderer Dachzellen, die zunächst von den Nervenzellen verschieden sind, keinen so wesentlichen Unterschied in der Entwickelung des Nervensystems, wie Davidoff anzunehmen scheint. So wie die Dachzellen müssen auch die Kantenzellen der Medullarwülste, aus denen sie hervorgehen, der Nervenplatte und nicht dem ektodermalen Hautepithel zugerechnet werden. Wenn sie den Zellen dieses letzteren zunächst noch ähnlicher sehen als den medialen Zellen der Nervenplatte selbst, so erklärt sich das daraus, dass sie in der Differenzirung zu Nervenzellen zurückgeblieben sind und erst später die histologische Beschaffenheit erlangen, die die medialen Zellen bereits früher erreichten. Herr Heinemann, der im Rostocker Zoologischen Institut mit der Untersuchung der Ascidienentwickelung beschäftigt ist, fand, dass bei *Ciona* und *Molgula nana* durchaus nicht alle Zellen der medial von den Wülsten gelegenen Nervenplatte auf dem gleichen Stadium der Ausbildung zu Nervenzellen stehen, und dass es gerade die peripheren Elemente sind, die am meisten zurückbleiben, darf nicht auffallend erscheinen. Im Wesentlichen bestehen die Unterschiede darin, dass die Dotterschollen in den Ektodermzellen noch wenig verändert und in reicher Zahl vorhanden sind, während sie in den Elementen des Nervenrohrs grösstentheils aufgebraucht sind, so dass die protoplasmatischen Zellkörper sich den Farbstoffen gegenüber anders verhalten als früher.

Wenn am Hinterende des Embryos die Nervenplatte zum Rohr sich zu schliessen beginnt, liegt vorn die Platte noch ganz frei an der Oberfläche. Ist die ganze Platte eingesenkt und der Verschluss des Rohres bereits weit vorgeschritten, so besteht am Vorderende eine Oeffnung, der Neuroporus, durch die das Lumen des Medullarrohres mit dem umgebenden Medium in Verbindung steht. Das Medullarrohr ist im hinteren Abschnitt sehr fein, die Wandungen sind beträchtlich dicker als der Durchmesser des Lumens. Nach vorn zu erweitert sich das Lumen, und gleichzeitig verdicken sich ein wenig die Wände (Fig. 1 u. 2, Taf. XXVIII). Ist der Neuroporus bereits zu einer ganz feinen Oeffnung geworden, so erscheint auch das allervorderste Ende des Medullarrohres ein wenig verjüngt. Während der späteren Embryonalperiode schliesst sich bei allen Ascidien der Neuroporus vollständig, und das Nervenrohr endigt vorn blind (Fig. 1, Taf. XXX).

3. Einer besonderen Besprechung bedarf das Hinterende des Medullarrohres und sein Verhalten zum letzten Rest des Blastoporus oder zur Urdarmhöhle. Am einfachsten und leichtesten verständlich erscheinen die Verhältnisse, wenn im Hinterabschnitt des Embryos die Neuralplatte sich erst dann zum Rohr verwandelt, nachdem der Blastoporus sich geschlossen hat. In diesem Fall stehen Medullarrohr und Urdarmhöhle in keiner directen Verbindung, und die Ausbildung eines typischen Neurointestinalcanals unterbleibt. Ein solches Verhalten hat unter den neueren Autoren zuerst Davidoff besonders eingehend für *Distaplia magnilarva* und auch für *Clavelina Rissoana* beschrieben, und ganz ähnlich vollzieht sich die Bildung des Neuralrohres nach den Beobachtungen Salensky's bei *Diplosoma Listeri* und *Didemnum niveum*. Ebenso erweisen die sehr eingehende Beschreibung und die zahlreichen Abbildungen, die Castle von *Ciona*-Embryonen gegeben hat (vergl. Textfig. 158, I), dass eine Verbindung des Urdarmlumens mit der Höhlung des Medullarrohres nicht besteht; denn wenn im hinteren Bereiche des alten Blastoporus die Nervenplatte zum Rohr sich eingesenkt hat, ist dieses vom Entoderm vollständig abgetrennt, und nur in beträchtlicher Entfernung weiter vorn tritt überhaupt erst das Darmlumen auf. Die älteren Angaben Kupffer's über die Entwickelung der *Ciona* können hier freilich schon deshalb nicht als besonders beweiskräftig gelten, weil dieser Forscher über die Lage des Blastoporus durchaus irrthümliche Vorstellungen hatte; immerhin aber lässt sich doch aus ihnen entnehmen, dass der Urmund sich schon zu der Zeit vollständig geschlossen hat, wenn das Centralnervensystem erst in der Form der Medullarplatte entwickelt ist.

Im Gegensatz zu diesen Befunden hatte, wie oben bereits angedeutet wurde, Kowalevsky bei *Phallusia mammillata* den Blastoporus viel längere Zeit offen gesehen und festgestellt, dass er zum Neurointestinalcanal wird, der Urdarmhöhle und Medullarrohr verbindet. Van Beneden und Julin fanden bei *Clavelina Rissoana* im Wesent-

lichen die gleichen Verhältnisse und zeichnen einen Neurointestinalcanal mit vollster Deutlichkeit bei einem solchen Embryo, der im hintersten Abschnitt bereits ein Medullarrohr entwickelt hat (vergl. Fig. 22, Taf. XXVII). Weder Seeliger (1884) noch Davidoff (1891) haben auf diesem Stadium den Canal beobachtet, sondern sahen zu dieser Zeit den Blastoporus bereits geschlossen. Ganz ähnliche Bilder wie Van Beneden hatte früher bereits (1872) Metschnikoff beobachtet, und er schloss aus diesen und aus den Abbildungen, die Kowalevsky veröffentlicht hatte, dass das Entoderm sich an der Bildung des Medullarrohres betheiligen müsse. Die hintere Blastoporuslippe, an der Ektoderm und Entoderm ineinander übergehen, sollte mit ihren beiden Schichten nach vorn wachsen und das Entoderm daher den dorsalen Medianstreifen des Nervenrohres, das Ektoderm die darüber liegende Hautbedeckung liefern. „Um sich diesen Process am leichtesten zu veranschaulichen, soll man sich einen Menschen vorstellen, welcher mit der Unterlippe seine Nase berühren will; der Raum, welcher dabei zwischen den beiden Lippen sich bildet, wird mit der Höhle der Nervenröhre verglichen werden können." Vorausgesetzt wird dabei, dass die Schleimhaut der Unterlippe dem Entoderm, die Epidermis dem Ektoderm in der hinteren Bastoporuslippe zu vergleichen ist.

In der That können Längsschnitte leicht eine solche falsche Auffassung über die Bildung des Neuralrohres hervorrufen. Die Untersuchung von Querschnitten ergab aber bald den wahren Entwickelungsvorgang und erwies die rein ektodermale Herkunft des Medullarrohres auch da, wo dieses durch den Neurointestinalcanal mit dem Urdarm verbunden ist. In den Fällen, in welchen ein typischer Neurointestinalcanal fehlt und das Nervenrohr erst nach dem Verschluss des Blastoporus sich bildet, musste von vornherein jede Betheiligung des inneren Keimblattes am Aufbau des centralen Nervensystems als ausgeschlossen erscheinen.

b. Die Bildung der Darmanlage und des Schwanzentoderms (Caudaldarms).

In einem früheren, „Die Bildung der Gastrula" überschriebenen Abschnitt (p. 740 u. fg.) verfolgten wir die Entstehung und Ausbildung des inneren Blattes bei der Gastrula und fanden auf dem Endstadium das Entoderm nach zwei verschiedenen Typen gestaltet: entweder umschloss das innere Blatt eine mehr oder minder umfangreiche Urdarmhöhle, die auf jüngeren Stadien durch den Blastoporus nach aussen sich öffnete, oder es fehlte jede Andeutung eines Archenterons, und die Entodermzellen bildeten eine solide Masse. Die Weiterbildung der beiden Entodermtypen vollzieht sich in etwas verschiedener Weise, führt aber zu einem ähnlichen Endstadium, das schon in den älteren geschwänzten Embryonen erreicht wird.

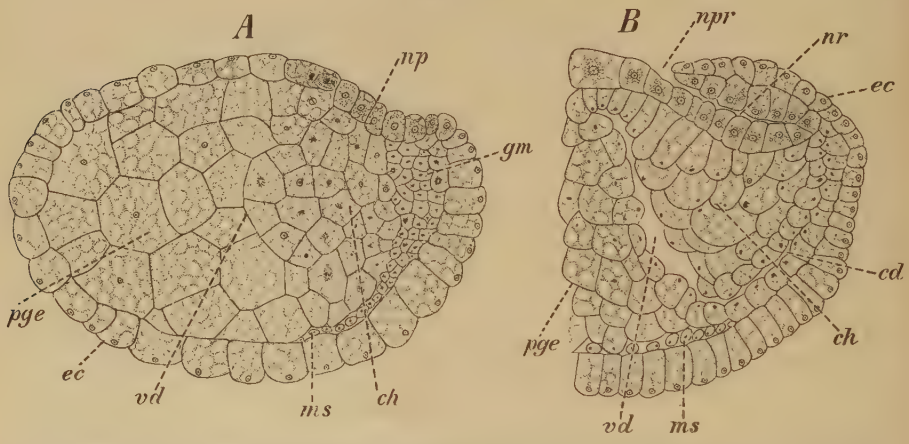
1. Wo während und nach der Gastrulation eine geräumige Urdarmhöhle vorhanden ist (*Clavelina*, *Ciona*, *Phallusia*), geht diese nachher im hinteren Embryonalabschnitt ausnahmslos bald wieder verloren, während sie im vorderen immer umfangreicher wird und die Anlage des Kiemendarms darstellt. Wenn auch nicht vollkommen genau, so fallen doch im Allgemeinen diese beiden Abschnitte des inneren Blatts annähernd zusammen mit den beiden am Eingang dieses Capitels (p. 750) erwähnten Regionen des Embryos: mit dem Rumpf- und Schwanzabschnitt, und die Grenze liegt etwa dort, wo sich das Vorderende der Chordaanlage befindet. Da diese letztere auf dem Gastrulastadium noch völlig im Entodermverband liegt und an der dorsalen Begrenzung der Urdarmhöhle sich wesentlich betheiligt (vergl. Fig. 21 u. 22, Taf. XXVII), während sie später, vom Entoderm völlig abgetrennt, ganz selbstständig in der primären Leibeshöhle liegt (Fig. 1, Taf. XXVIII), so muss die Urdarmhöhle, während sie in die Anlage der Kiemendarmhöhle sich verwandelt, z. Th. eine neue Dorsalwand erhalten, die vor und ventral von dem vorderen Chordaende verläuft und gleichzeitig auch die Kiemendarmhöhle nach hinten abschliesst. Dieser Verschluss und die Abtrennung des Kiemendarms von der Chorda erfolgen dadurch, dass einmal das Hinterende der Dorsalwand des vorderen Entodermabschnitts vom Vorderende der Chorda schärfer sich abtrennt und ventral von diesem selbstständig nach hinten zu wächst, und dass zweitens auch die Seitenwände der vorderen Urdarmhöhle ventral von der Chorda medial zu wachsen und sich aneinander schliessen. Die auf diese Weise zur Sonderung gelangte Kiemendarmhöhle dehnt sich rasch aus, zeigt aber bei den verschiedenen Species eine recht verschiedene Form und Grösse. Auch die Wandungen weisen erhebliche Unterschiede auf, die hier im Besonderen nicht hervorgehoben werden können.

Im ursprünglichen Hintertheil der Gastrula ist, wie oben schon bemerkt wurde, die Urdarmhöhle geschwunden, während im Vordertheil die eben beschriebenen Entwickelungsvorgänge sich abspielten. Bei *Ciona* scheint sich der Schwund sehr frühzeitig einzuleiten (vergl. Textfig. 158, I, p. 753), bei *Clavelina Rissoana* etwas später, wenn wenigstens die Abbildungen Van Beneden's und Julin's (vergl. Fig. 22, Taf. XXVII) zutreffend sind und ein wahrer Neurointestinalcanal thatsächlich vorhanden ist. Allerdings soll aber auch hier dieses hinterste, ventral vom hinteren Chordaabschnitt zum Nervenrohr verlaufende Urdarmende ein nur sehr feiner Spaltraum sein. Nach Van Beneden besteht dieser Spalt sehr lange Zeit; er ist noch nachweisbar, nachdem der Neurointestinalcanal sich längst geschlossen hat.

Die Rückbildung des Lumens im Hinterabschnitt des Embryos steht im Zusammenhang mit der ausserordentlichen Längsstreckung und der immer mehr abnehmenden Dicke dieses Körpertheils, die eine grössere Entfaltung von centralen Höhlungen bei der bedeutenden Grösse der zelligen Elemente nicht mehr gestattet. Der Vorderkörper, der zum eigentlichen

Rumpf des Embryos immer mehr sich ausgestaltet, wächst dagegen, zunächst wenigstens, ziemlich gleichmässig nach allen Seiten und kann bei seiner mehr kugelähnlichen Form eine umfangreichere Kiemendarmhöhle sehr wohl beherbergen. Bei der geringen Dicke des Schwanzabschnitts des Embryos gelangt also ventralwärts vom hinteren, weitaus grössten Theil der Chorda keine neue dorsale Wand für eine Entodermhöhle zur Ausbildung, und nachdem die Chorda sich vom benachbarten Entoderm abgeschnürt hat, fehlt der alten Urdarmhöhle an diesen Stellen eine besondere Wandung. Nur noch ventral bleibt ein entodermaler Zell-

Fig. 159.



A. Nahe der Medianebene geführter Längsschnitt durch einen Embryo von *Distaplia magnilarva*. $^{114}/_{1}$. B. Medianschnitt durch den hinteren Abschnitt (sog. pseudembolische Region) eines älteren Embryos. $^{135}/_{1}$. (Nach Davidoff.)
cd = Caudaler Darm; *ch* = Chordaanlage; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *gm* = Gastrales Mesoderm; *ms* = Mesenchymzellen; *np* = Nervenplatte; *npr* = Neuroporus; *nr* = Nervenrohr; *pge* = Prägastrales Entoderm; *vd* = Vorderdarm oder Anlage des Kiemendarms.

streifen bestehen, der sich nach vorn zu allmählich verbreitert und continuirlich in die Hinterwand der Kiemendarmanlage übergeht (Fig. 1, Taf. XXVIII). Je mehr der Embryonalschwanz sich streckt, desto mehr verlängert, gleichzeitig aber auch verschmälert sich dieser Zellstreifen und füglich besteht er oft nur aus zwei, endlich grösstentheils sogar nur aus einer Reihe ziemlich langgestreckter Zellen (Fig. 2 u. 5, Taf. XXVIII). Von einer besonderen Entodermhöhle kann daher im Schwanzabschnitt solcher Embryonen keine Rede mehr sein; die Urdarmhöhle ist in Folge der Auflösung und Abtrennung ihrer Wandung in einzelne gesonderte Gewebe und Organe geschwunden und in der primären Leibeshöhle aufgegangen.

2. Wo als Ergebniss der Gastrulation eine solide Sterrogastrula erscheint, müssen naturgemäss auch die Bildung der Anlage für den Kiemendarm und Verdauungstractus und die Entstehung des Schwanzentoderms in einer mehr oder minder beträchtlich abweichenden Weise vor sich gehen.

Am genauesten sind die Beobachtungen Davidoff's an *Distaplia*-Embryonen. Die solide Entodermzellmasse der Gastrula, das primäre Entoderm, besteht, wie schon oben (p. 744) angedeutet wurde, aus histologisch verschieden differenzirten Elementen. Da die Zellen sich hinten rascher theilen als vorn, prägt sich auch im Entoderm der Gegensatz der vorderen und hinteren Körperregion aus, und es lassen sich eine grosszellige vordere, und kleinzellige hintere Hälfte des primären Entoderms unterscheiden. Der Grössenunterschied tritt aber nicht ganz sprungweise an einer bestimmten Stelle auf, sondern findet allmählich statt. Die grossen Elemente des Vorderabschnitts werden zu den prägastralen Entodermzellen; die kleineren des Hinterabschnitts sind selbst wieder in der Grösse verschieden und liefern weiterhin das Material für den gesammten Darm, Kiemendarm und Verdauungstractus, für Chorda und Mesoderm (Textfigur 159*A*).

Die Darmanlage zeigt sich bei *Distaplia*-Embryonen bald nach Vollendung des Gastrulationsvorgangs als ein Spaltraum zwischen den Entodermzellen des hinteren Körperabschnitts. Davidoff nennt dieses Auseinanderweichen der Zellen vielleicht nicht sehr passend: „Delamination". Der vordere Theil des Lumens verläuft von vorn dorsal nach hinten ventral und stellt die Anlage des Vorder- oder Kiemendarms dar. Sein Hinterende setzt sich in der Medianebene in einen feinen, von ziemlich kleinen Zellen begrenzten Canal fort, der, der ventralen Leibeswand dicht angeschmiegt, bogenförmig nach hinten und dorsal sich erstreckt und weiterhin sein Lumen verliert. Er bildet die Anlage des caudalen Darms und begleitet die ganze Chorda (Textfig. 159*B*). Wie vorgreifend schon an dieser Stelle bemerkt sein mag, werden die Zellen, die in der medianen Region des hintersten Abschnitts, im Winkel zwischen Vorderdarm und Caudaldarm liegen, zur Chorda dorsalis, während die seitlich gelagerten Zellen das sogenannte gastrale Mesoderm liefern. Im ganzen Vorderkörper liegen vor dem Vorderdarm die grossen prägastralen Entodermzellen.

Der Vorderdarm war anfangs nur ein sehr feiner Spaltraum; sehr rasch aber gewinnt dieser eine ausserordentlich bedeutende Ausdehnung „und ist mit einer glashellen und structurlosen, vielleicht zähflüssigen Masse erfüllt". Davidoff glaubt, dass die enorme Lumenvergrösserung dadurch bewirkt werde, dass das mächtige Längenwachsthum des Embryos hauptsächlich auf einer Ausdehnung des Ektoderms beruhe, während die Entodermzellen selbst sich nahezu ganz passiv verhalten und durch Theilungen nur noch sehr selten vermehren. Der Volumenvergrösserung des Gesammtembryos folgt das Entoderm, indem seine Zellen immer weiter auseinanderweichen und einen immer grösseren Hohlraum umschliessen. Dabei werden die prägastralen Entodermzellen ganz nach vorn, die für den Schwanzabschnitt bestimmten Zellen des ursprünglichen „primären Entoderms" ganz nach hinten zu geschoben. Dorsalwand und Seitenwände des mächtigen Vorderdarmes differenziren sich in histologisch verschiedener Weise. So wie auf jüngeren Stadien, bleibt auch auf

späteren nur der vorderste Abschnitt des Caudaldarms hohl; das Hinterende ist solid und reicht auf der Dorsalseite bis dicht an das hinterste Ende des Medullarrohrs hinan, ohne aber, wie schon erwähnt wurde, mit diesem durch einen „Canalis neurentericus" verbunden zu sein. Die prägastralen Entodermzellen bleiben lange Zeit ziemlich unverändert bestehen und lösen sich erst beträchtlich später zu Mesenchym auf (Textfig. 160).

Obwohl auch bei *Didemnum niveum* und *Diplosoma Listeri* eine typische Sterrogastrula vorkommt, die hauptsächlich durch Epibolie entsteht, bildet sich doch nach den Untersuchungen Salensky's die Darmanlage in einer von *Distaplia* ziemlich abweichenden Weise, und auch *Didemnum*- und *Diplosoma*-Embryonen unterscheiden sich in Bezug auf die Entstehung des Entodermcanals nicht unerheblich voneinander. Die Darmbildung beginnt, indem im soliden Entoderm dicht unter dem Nervenrohr die Zellen zu einer epithelartigen Entodermplatte, der Darmplatte, sich anordnen. Diese vergrössert sich nach beiden Seiten hin, und indem zuerst seitlich, rechts und links, zwischen diesem Epithel und den übrigen Entodermzellen Spalträume auftreten, während median das Entoderm noch solid ist, bilden sich die beiden lateralen Seitenschläuche. Später entsteht auch in der Medianebene ein Hohlraum, die axiale Darmhöhle, indem hier die Seitenschläuche sich vereinigen. Der rechte Schlauch bildet die Anlage des Magens und wird von Salensky als Magenschlauch bezeichnet, der linke lässt das Intestinum hervorgehen und wird Darmschlauch genannt. Beide vereinigen sich später zum Verdauungstractus. Die axiale Darmhöhle bildet später den Kiemensack des Oozooits, und aus ihr entstehen noch bei *Didemnum* zwei weitere, ziemlich symmetrisch links und rechts gelagerte Ausstülpungen: ein rechter und ein linker Kiemenschlauch. Diese verwachsen mit ihren blinden Enden, und nachdem sich dort die Pericardialblase abgeschnürt hat, erfahren die Kiemenschläuche selbst, wie es scheint, eine vollkommene Rückbildung. Salensky vergleicht die Kiemenschläuche den Procardialröhren, die Van Beneden und Julin bei *Clavelina* beschrieben haben. Doch sind, wie weiter unten dargethan ist, solche Röhren überhaupt nicht vorhanden, und es findet sich nur ein Epicard. Die axiale Darmhöhle vergrössert sich sehr allmählich zur Kiemendarmhöhle, indem ihre einschichtige Zellwand, die zuerst nur dorsal bestand, allseitig sich ausbreitet und die solide Entodermzellmasse immer mehr verdrängt, so dass diese frei in die primäre Leibeshöhle zu liegen kommt, nachdem sie sich von der einschichtigen Kiemendarmwand ganz abgetrennt hat. Salensky bezeichnet diesen soliden Klumpen dottereicher Elemente des ursprünglichen primären Entoderms als prägastrales Entoderm; es zerfällt später in Mesenchymzellen, die aber weiterhin keine active Rolle bei der Bildung der Organe spielen sollen.

Die Unterschiede bei *Diplosoma* erklären sich daraus, dass hier auf sehr frühen Embryonalstadien bereits Knospung auftritt und die Knospe (ventrales Individuum Salensky's) bald an Grösse mit dem Rumpf-

abschnitt des Embryos (dorsales Individuum) nahezu übereinstimmt. Daher erfolgen hier nur die ersten Entwickelungsvorgänge, die Bildung der Darmplatte, der axialen Darmhöhle und der Seitenschläuche, so wie bei *Didemnum*. Die Weiterbildung der Seitenschläuche geschieht aber so, dass der rechte sich in zwei Theile theilt: in den vorderen Kiemenschlauch, der den Kiemensack der Knospe und einen Verbindungscanal zum Kiemendarm des Embryos bildet, und in den hinteren Magenschlauch, aus dem die Mägen beider Thiere hervorgehen. Der linke Seitenschlauch bleibt als Darmschlauch zunächst ungetheilt, schnürt sich aber später in der Mitte ein und enthält die Anlagen für die Intestina des Oozooits und des ersten Blastozooits. Die späteren Untersuchungen Caullery's stimmen nicht vollkommen mit diesen Angaben Salensky's überein, und es wird später bei der Besprechung der verschiedenen Knospungstypen der Ascidien noch Gelegenheit sein, auf manche Einzelheiten hinzuweisen. Auch darin soll sich die Entodermbildung bei *Diplosoma* von der bei *Didemnum* unterscheiden, dass nicht zwei paarige, sondern dass nur ein Kiemenschlauch (Epicard) bei jedem Individuum auftritt.

Vielleicht noch bedeutungsvoller als diese Verschiedenheiten in der Entstehung der Darmanlage im vorderen Embryonalabschnitt bei *Didemnum* und *Diplosoma* einerseits, *Distaplia* andererseits, sind die Gegensätze im Verhalten des Caudalentoderms. Während sich bei *Distaplia* ventral von der Chorda ein deutlicher Schwanzdarm ausbildete, der in seinem vorderen Theil ein Lumen besass und hier mit dem späteren Kiemendarm in Verbindung stand, stimmen die beiden anderen Synascidien darin in hohem Masse mit *Clavelina* überein, dass das unter der Chorda verlaufende Entoderm niemals Andeutungen eines Darmlumens erkennen lässt, sondern lediglich einen kurzen, zweireihigen Zellstrang darstellt, der nach vorn sich verbreitert, verdickt und direct in die Wand der Kiemendarmanlage übergeht. In jüngeren Stadien scheint dieses Schwanzentoderm aus Zellen zu bestehen, die unregelmässig in mehreren übereinander liegenden Schichten angeordnet sind.

c. Die Bildung der Chorda.

Alle neueren Autoren stimmen darin überein, dass die Chorda dorsalis sich aus solchen Zellen aufbaut, die nach vollendeter Gastrulation im Verband des primären Entoderms dorsal im hinteren Körperabschnitt gelegen sind. Die Beobachtungen haben übereinstimmend gelehrt, dass, wo bei der Gastrulabildung der Invaginationsvorgang vorherrscht und eine Urdarmhöhle frühzeitig auftritt, die Chorda, die später stets median und unpaar gelegen ist, aus einer paarigen Anlage hervorgeht. In dem gleichen Masse, in dem der Urmund auf der Dorsalseite sich verengt, rücken die beiden seitlichen Chordaanlagen in der Medianebene zusammen, und es scheint, dass sie in manchen Fällen sich hier früher

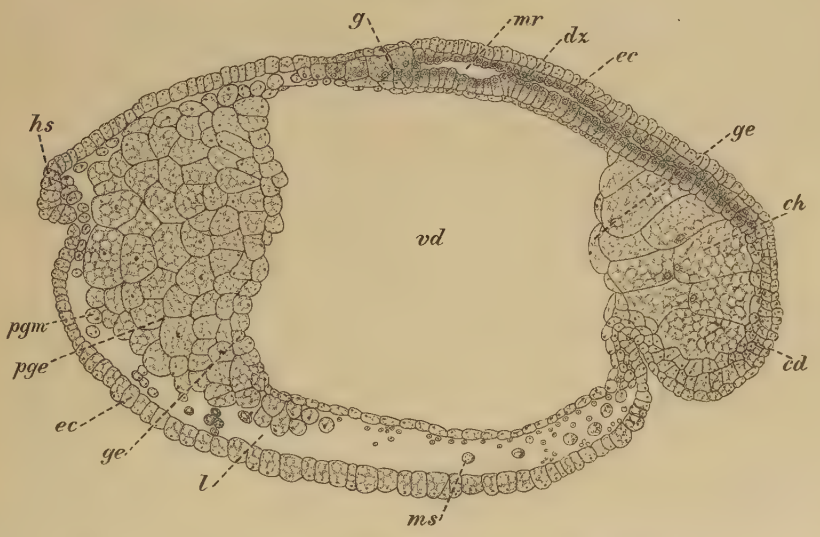
vereinigen, bevor noch das darüberliegende Ektoderm zur Nervenplatte sich geschlossen hat. Es ist bereits oben (p. 754) auf dieses Vorauseilen des Entodermblatts beim Verschluss des Blastoporus hingewiesen worden (vergl. auch Textfig. 158 II, p. 753). Demnach muss die Chorda zuerst vorn als ein einheitliches, unpaares Gebilde auftreten, während weiter hinten die beiden seitlichen Schenkel noch durch die Urmundöffnung getrennt werden und erst später aneinander rücken. Das ergiebt sich leicht aus einer Betrachtung der von Castle für *Ciona* gegebenen Abbildungen, die ich in Textfig. 157 (p. 749) u. 158 (p. 753) wiedergegeben habe. In Fig. 157*B* liegt dorsal von der hier winzig kleinen Urdarmhöhle die mediane Chordaplatte, in Fig. 157*A* erscheinen die Chordaelemente als zwei seitliche, durch den medianen Blastoporus getrennte Zellgruppen, und weiter hinten sollen bei diesen Embryonalstadien Chordazellen überhaupt nicht mehr vorkommen. Wohl aber finden sie sich hier nach Castle in etwas älteren Embryonen, bei denen der Urmund sich völlig geschlossen hat. Der in Textfig. 157*D* gezeichnete Querschnitt stammt, wie Castle ausdrücklich hervorhebt, aus der hinter dem letzten Blastoporusrest gelegenen Körperregion, zeigt aber doch eine grössere Anzahl Chordazellen. Auch in einem noch weiter hinten geführten Schnitt (Castle, Taf. 13, Fig. 100) sind diese Elemente zu sehen. Es müssten also die Chordazellen, wenn sie in der That, solange der Blastoporus besteht, hinter diesem nicht vorhanden sind, in das hinterste Körperende allmählich hineingewachsen sein, während der Urmund sich schloss. Demgegenüber möchte ich aber an diesem Orte nicht unterlassen, auf meine vor 20 Jahren veröffentlichten Beobachtungen an *Clavelina lepadiformis* hinzuweisen, die mich schon auf dem Gastrulastadium, hinter dem noch als ansehnlichen Spalt geöffneten Urmund die letzten Chordazellen erkennen liessen. Allerdings wurden meine Angaben weder durch Van Beneden und Julin noch durch Davidoff später bestätigt, und ich selbst habe seither nicht mehr Gelegenheit gehabt, mich mit dieser Frage zu beschäftigen.

Der bilaterale Ursprung der Chordaanlagen verräth sich auch später noch, wenn bereits das Organ als ein medianes, unpaares zu erkennen ist. Namentlich bei *Clavelina* lässt sich leicht die symmetrische Anordnung der Chordazellen nachweisen, und genau in der Medianebene vereinigen sich die beiden Hälften zum axialen Strang. Die Abbildungen, die Van Beneden und Julin gegeben haben, zeigen diese Verhältnisse ausserordentlich deutlich. Erst auf späteren Stadien geht die bilaterale Symmetrie vollkommen verloren, wenn die Chorda, wie es bei den meisten Synascidien der Fall ist, einen geldrollenartigen, einreihigen Zellstrang bildet.

In den Embryonen, die sich aus einer Sterrogastrula entwickeln, scheint der bilaterale Ursprung und der symmetrische Bau der Chordaanlage bisher nicht festgestellt worden zu sein. Diese wird nur beschrieben als eine in der Regel nicht besonders umfangreiche solide Zell-

masse im primären Entoderm (*Distaplia*, *Didemnum*, *Diplosoma*), die eine mediane Lage bereits eingenommen hat, wenn sie sich zuerst durch eine bestimmte histologische Differenzirung gegenüber den Nachbarzellen auszeichnet und als embryonales Stützorgan zu erkennen ist. Zuweilen unterscheiden sich zunächst die Chordazellen nur durch eine bestimmte Grösse, später aber auch durch eine eigenartige Form (prismatische, ineinander eingekeilte Elemente) von den andern primären Entodermzellen (*Distaplia*).

Fig. 160.



Medianer Längsschnitt durch einen *Distaplia*-Embryo mit geschlossenem Nervenrohr und kurzer Schwanzanlage. (Nach Davidoff.) $^{120}/_{1}$.

cd = Caudaldarm; *ch* = Chorda; *dz* = Dachzellen, dorsale Verschlusszellen des Nervenrohrs; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *g* = Ganglionanlage; *ge* = Gastrales Entoderm, Wandung des Vorderdarms; *hs* = Anlage einer Haftscheibe; *l* = Primäre Leibeshöhle; *mr* = Medullarrohr; *ms* = Mesenchymzellen; *pge* = Prägastrales Entoderm; *pgm* = Prägastrale Mesodermzellen, aus dem vorhergehenden entstanden; *vd* = Vorderdarm, Kiemendarmanlage.

Bei *Diplosoma Listeri* und besonders bei *Didemnum niveum* konnte Salensky das Auftreten einer gesonderten Chordaanlage erst auf einem sehr vorgerückten Embryonalstadium feststellen, wenn Rumpf und Schwanz als zwei besondere Körperabschnitte schon äusserlich unterscheidbar sind. Es scheint, dass in jüngeren Embryonen die späteren Chordazellen den benachbarten Entodermzellen noch so vollständig gleichen, dass ihr Zusammentreten zur axialen Chordaanlage der Beobachtung entgehen musste.

Die mediane, einheitliche Chordaanlage zeigt bei den verschiedenen Ascidien eine ziemlich verschiedene Gestalt und erhebliche Unterschiede in der Art und Weise der Anordnung der einzelnen Zellen. In den aus einer Sterrogastrula stammenden Embryonen scheint die Zell-

gruppe bei ihrer ersten Sonderung vom Entoderm zumeist ziemlich unregelmässig geformt zu sein und aus polyedrischen oder mehr abgerundeten, fast ganz ungeordnet ineinander gekeilten Elementen zu bestehen (*Distaplia*, Textfig. 159 *A*, p. 760). Früher oder später wird dann der Zellhaufen mehr birnförmig oder kegelähnlich (Textfig. 159 *B*), mit nach hinten zu gerichteter Spitze. Anfangs ist diese zuweilen (*Distaplia*) gleichzeitig auch dorsalwärts gekehrt, später aber senkt sie sich stets ventral zu (vergl. Textfig. 160), während die Chorda sich erheblich in die Länge zieht. Bei diesem Längenwachsthum tritt eine gegenseitige Verschiebung der einzelnen, gewöhnlich sich sehr rasch vergrössernden Chordaelemente ein, und es erscheint dann stets eine ähnliche regelmässige Gruppirung gewonnen, wie bei den Embryonen, die frühzeitig als Gastrula eine Urdarmhöhle besassen. Lagen anfänglich die Zellen auf dem Querschnitt vielschichtig übereinander (*Distaplia*), so bilden sie dann drei, später zwei Schichten (Textfig. 160), um sich endlich einreihig anzuordnen.

Bei *Didemnum* beobachtete Salensky auf einem Zwischenstadium eine streng symmetrische Anordnung der Chordazellen, und auf dem Querschnitt erscheinen zwei in der Medianebene verbundene Zellplatten, deren jede aus drei übereinander liegenden Elementen besteht. Die ventralen Zellen sind die breitesten, die dorsalen die schmalsten, wodurch der Chordaquerschnitt ungefähr dreieckige Gestalt erhält. Später besteht die Chorda nur aus vier und nicht mehr aus sechs Zellreihen, doch bleibt die Bilateralität gewahrt, so dass links und rechts je zwei übereinander liegende Reihen zu sehen sind. —

Die frühzeitig nach Vollendung der Cölogastrula auftretende und die Urdarmhöhle dorsal begrenzende Chordaanlage bei *Clavelina* und gewissen Monascidien scheint zur Zeit ihrer Bildung aus den beiden seitlichen Theilen eine langgestreckte Zellplatte darzustellen, in der die Elemente in einer Schicht nebeneinander liegen. Ich hatte früher angegeben, dass in diesem Zellstreifen nur zwei Zellreihen, eine rechte und linke, nachweisbar seien; es scheint aber, dass die Zahl dieser Zellreihen überall und stets eine grössere ist, wie zuerst Van Beneden und Julin betont haben. Diese Forscher zeichnen bei *Clavelina* in den Querschnitten mindestens vier nebeneinander liegende Chordazellen, und bei *Ciona* dürfte die Zahl der Chordazellreihen noch grösser sein, denn in den von Castle gegebenen Abbildungen zählt man stellenweise über ein halbes Dutzend (vergl. Textfig. 158 II, p. 753). *Ciona* unterscheidet sich überdies noch dadurch, dass der hinterste Chordaabschnitt bereits zweischichtig geworden ist, bevor noch die beiden seitlichen Theile, die ihn zusammensetzen, sich in der Medianebene vereinigt haben. Das ergiebt sich mit voller Deutlichkeit aus den Querschnittsbildern, die Castle veröffentlicht hat. Textfig. 157 *A* zeigt die beiden Chordahälften durch den Urmundschlitz in der Medianebene noch getrennt, und trotzdem lässt sich, namentlich rechts, bereits eine dorsale und ventrale Chordazellschicht

unterscheiden. Weiter vorn aber ist zwar schon die Chorda als ein medianes, unpaariges Organ zu erkennen, da die Verwachsung der beiden Hälften sich hier schon vollzogen hat, doch ist die Zellplatte noch einschichtig (vergl. Textfig. 157 *B*).

Die Lagebeziehungen der medianen, unpaarigen Chordaanlage zu den benachbarten Organen und Geweben des Embryos sind nicht bei allen Ascidien völlig die gleichen, sondern unterliegen gewissen Schwankungen. Bei *Distaplia*, *Didemnum*, *Diplosoma* und vielleicht bei allen Embryonen, die sich aus einer Sterrogastrula entwickeln, liegt die Chordaanlage völlig im hinteren Körperabschnitt und reicht zuweilen nicht über das hinterste Drittel oder Viertel des Körpers nach vorn zu. Wo die Chordaanlage in der Cölogastrula auftritt, dehnt sie sich über einen grösseren Theil des Embryos aus und findet sich viel weiter vorn, stets auch in der vorderen Körperhälfte. In ganz jungen *Clavelina*-Embryonen reicht sie über den grössten Theil des Rückens, bis nahe an das Vorderende; dann zieht sie sich scheinbar immer mehr nach hinten zurück, weil der prächordale Theil des Embryos sich mächtig vergrössert (Fig. 21, 22, Taf. XXVII), und schliesslich erscheint sie fast ganz auf den Schwanztheil beschränkt. *Ciona* verhält sich, von gewissen unbedeutenderen Unterschieden abgesehen, ganz ähnlich (Textfig. 158 I, p. 753). Dass über die hintere Grenze der Chorda, auch bei *Clavelina*, nicht volle Gewissheit herrscht, ist bereits oben (p. 764) bemerkt worden. Hervorheben möchte ich aber an dieser Stelle noch, dass auch bei *Ciona* die Chorda jedenfalls nicht auf die vor dem Blastoporus gelegene dorsale Medianregion beschränkt ist, sondern noch weiter hinten, seitlich neben dem engen Urdarmcanal, liegen Chordazellen (vergl. Textfig. 157 *A*, p. 749).

Sehr wichtige Verschiedenheiten ergeben sich in Bezug auf das Verhalten der Chordaanlage zur Urdarmhöhle, beziehungsweise zur Kiemendarmhöhle. Es lassen sich hier zwei Entwickelungstypen unterscheiden. In Embryonen, die frühzeitig, schon auf dem Cölogastrulastadium, eine Urdarmhöhle bilden, betheiligt sich an deren Begrenzung in hervorragender Weise die Chordaanlage. Sie bildet auf einer grösseren oder kleineren Strecke das dorsale Dach des Archenterons, wie das in allen Abbildungen der betreffenden Embryonalstadien der *Clavelina*, *Ciona*, *Phallusia* klar zu erkennen ist. Erst nachträglich entsteht, wie das im vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurde, ventral von der Chorda eine neue Entodermwand, durch die das Stützorgan von der nunmehr zur Vorderdarm- oder Kiemendarmhöhle gewordenen Urdarmhöhle endgültig geschieden wird. Indem die Kiemendarmhöhle auf den vorderen, die Chorda fast ganz auf den hinteren Körperabschnitt beschränkt bleiben, kann höchstens das Hinterende der Kiemendarmanlage vom vordersten Chordaabschnitt überdeckt werden. Unter dem weitaus grössten Theil der Chorda aber zieht das Schwanzentoderm als eine in der Regel zweireihige Zellplatte bis ans hinterste Ende des Embryos (vgl. oben, p. 760 fg.).

Den zweiten Typus zeigen die aus Sterrogastrulis hervorgegangenen Embryonen. Nach den übereinstimmenden Angaben von Davidoff und Salensky betheiligt sich bei *Distaplia*, *Diplosoma* und *Didemnum* die Chordaanlage auf keinem Stadium der Entwickelung an der Begrenzung der Urdarmhöhle oder, genauer ausgedrückt, der embryonalen Kiemendarmhöhle. Die mediane Gruppe von Chordazellen lässt sich erkennen, bevor noch ein Lumen (die spätere Kiemendarmhöhle) im soliden Entodermzellhaufen aufgetreten ist. Wenn später die Höhlung sich bildet, liegt von allem Anfang an zwischen ihr und der Chordaanlage mindestens eine Schicht von Entodermzellen; die Darmhöhle besitzt also sofort an allen Stellen ihre besonderen Wandungen, was bei den aus Cölogastrulis entstandenen Embryonen (*Clavelina*) erst auf einem späteren Stadium eingetreten ist. In dieser Beziehung erscheint also die Entwickelung der drei oben erwähnten Synascidien verkürzt. Bei *Distaplia* ist überdies die Chorda vollkommen an das Hinterende des Embryos, das zapfenartig wie ein besonderer Anhang hervorzutreten beginnt (Textfig. 160), gerückt, und unter ihr verläuft, wie oben (p. 761) schon auseinandergesetzt wurde, das Schwanzentoderm, das hier auf einer so hohen Ausbildungsstufe steht, wie sie sonst nirgends bekannt geworden ist. Davidoff, und Salensky ist ihm darin gefolgt, hält einerseits wohl mit Recht die Art der Chordaentwickelung bei *Distaplia* für stark cenogenetisch und zwar derartig umgestaltet, dass sie kaum noch die ursprünglichen Verhältnisse erkennen lässt, andererseits aber die Ausbildung des Schwanzdarms und dessen Lagebeziehung zur Chorda für ursprünglicher und nur wenig verändert. Es erscheint ihm besonders bemerkenswerth, dass die beiden Organe, deren Entwickelung sich so verschieden umgestaltet hat, in unmittelbarster Nachbarschaft nebeneinander liegen, und *Distaplia* lehrt, dass auch bei den in so vielfachen Beziehungen sehr weit veränderten Synascidien gewisse primitive Zustände sich in der Embryonalentwickelung erhalten konnten, die bei den sonst ursprünglicheren einfachen Ascidien verloren gegangen sind. Das besondere und wohlausgebildete Schwanzentodermrohr, das nach der Auffassung Van Beneden's und Julin's die Vorfahrenform der Ascidien besessen haben musste, ist unter allen Ascidien noch bei *Distaplia*-Embryonen am deutlichsten erhalten, und die Ontogenie dieser Synascidie bringt auch den directen Beweis dafür, dass das jetzt rudimentäre Schwanzentoderm der anderen Ascidienembryonen ursprünglich einen wahren Darm darstellte (Salensky).

Eine kurze Besprechung erfordert schliesslich noch die Art und Weise der Umwandlung des einschichtigen Chordazellstreifens zum Zellstrang. Es haben zuerst Van Beneden und Julin darauf aufmerksam gemacht, dass bei dieser Umbildung die Zellen sich in einer gesetzmässigen Weise und nicht regellos verschieben. Bei *Clavelina* fanden diese Forscher, dass eine rinnenförmige Einkrümmung der Chordaplatte die Zweischichtigkeit vorbereitet. Der Medianstreifen der Chordaanlage wölbt sich dorsalwärts vor, so dass die Rinne ventral

zu offen erscheint (Fig. 9 u. 10, Taf. XXIX). Da die Umbildung der Platte zum Strang von hinten nach vorn zu vorschreitet, lässt sich das Rinnenstadium nur vorn feststellen, wenn hinten bereits ein Chordastrang gebildet ist. Nach stärkerer Krümmung der Rinne stossen die Ränder ventral in der Medianebene aneinander, und damit ist ein zwei- eventuell mehrschichtiger Strang entstanden, indem gleichzeitig das ursprüngliche Lumen der Rinne schwindet. Auf dieses vorübergehende Vorkommen eines Lumens bei der Chordabildung ist mehrfach besonderer Nachdruck gelegt worden, und es scheint mir daher wichtig, hier darauf hinzuweisen, dass sich in dieser Beziehung nicht alle Ascidien gleichartig verhalten. Bei *Distaplia* und *Didemnum* fehlt das Stadium der rinnenförmigen Chorda und fehlt eine Chordahöhle; ja selbst bei *Clavelina* konnte Davidoff niemals eine deutlich ausgeprägte Chordarinne im vorderen Theil sehen. Bei *Distaplia* glaubt Salensky, gerade umgekehrt als es zu erwarten war, nur im hinteren Chordaabschnitt ein Lumen bemerkt zu haben. Bei *Ciona* fand zwar Castle vorn auf bestimmten Stadien die Rinne, am Hinterende aber muss die Bildung in einer anderen Art und Weise vor sich gehen, da hier, wie oben (p. 766) schon bemerkt wurde, die beiden seitlichen Chordastreifen jeder für sich zweischichtig werden, bevor sie sich noch in der Medianebene vereinigt haben (vergl. Textfig. 157 *A* u. *D*, p. 749).

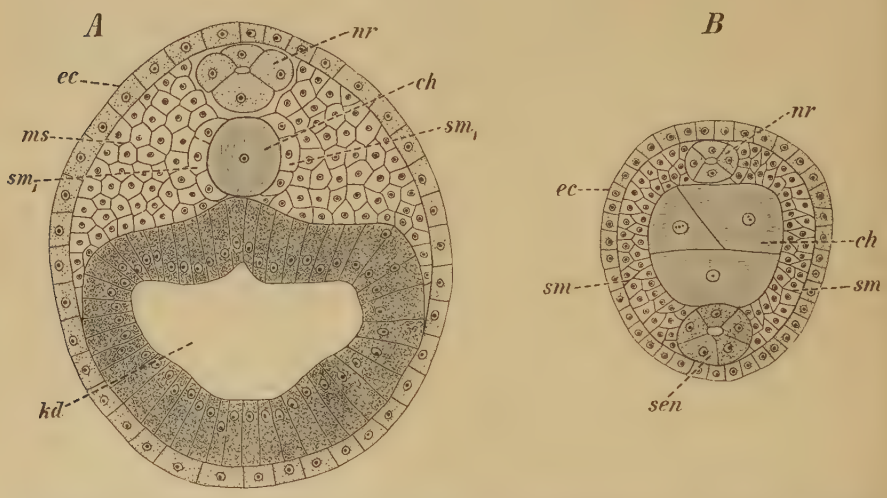
Die weitere Verschiebung der Zellen dieses zweischichtigen Chordastrangs zu einer geldrollenartigen, einfachen Reihe von eigenartig differenzirten Chordazellen erfolgt stets erst während der späteren Embryonalperiode, die im folgenden fünften Abschnitt behandelt ist. Hier aber möchte ich nur darauf aufmerksam machen, dass nicht alle alten Embryonen oder freien geschwänzten Larven diese Chordabildung aufweisen, sondern dass bei manchen Ascidien (*Molgula*) das axiale Organ eine auf dem Querschnitt mehrzellig erscheinende Röhre darstellt, deren Axe von einer eigenartigen Substanz erfüllt ist (p. 825).

d. Die Entwickelung des Mesenchyms und der Schwanzmusculatur.

Am Schluss des vorhergehenden Abschnitts (p. 745 u. fg.) ist beschrieben worden, in welcher Weise sich die Zellen, aus denen das Mesenchym und die Schwanzmusculatur später hervorgehen, von dem inneren Keimblatt aus differenziren. Ausser bei *Ciona*, bei der die Schwanzmuskelzellen nach Castle in letzter Instanz auf Elemente des äusseren Keimblatts zurückgeführt werden mussten, fanden wir stets die Mutterzellen für Musculatur und Mesenchym aus dem Entoderm entsprungen und auf jeder Seite des Embryos zu einem continuirlichen Zellstreifen oder zu einer Zellplatte verbunden. Salensky hat diese symmetrisch gelagerten Zellstreifen als Mesodermplatten bezeichnet, sie aber bei *Diplosoma* aus je einer Urmesodermzelle am hinteren Körperende abgeleitet. Es scheint, dass durchweg bei allen Ascidien die Aus-

wanderung und Umbildung entodermaler Elemente zu Mesodermzellen auf ein sehr frühes Embryonalstadium beschränkt ist, denn später findet man die der primären Leibeshöhle zugekehrte Fläche der Darmwandungen glatt und ohne jede Andeutung dafür, dass einzelne Zellen den epithelialen Verband verlassen könnten. Demnach ist die Zahl der Mesodermmutterzellen, die ursprünglich dem Entoderm angehört haben, verhältnissmässig recht gering, und wenn später die Mesenchymzellen in

Fig. 161.



A. Halbschematischer Durchschnitt durch den Vorderabschnitt eines *Clavelina*-Embryos, um die Mesenchymbildung zu zeigen. Das Vorderende der Chorda ist durchschnitten, und neben dieser erscheinen die vordersten Schwanzmuskelzellen. Circa $^{270}/_{1}$.

B. Halbschematischer Durchschnitt durch die Schwanzanlage eines *Distaplia*-Embryos. Circa $^{180}/_{1}$.

ch = Chorda; *ec* = Ektodermepithel; *kd* = Kiemendarm; *ms* = Mesenchym des Rumpfabschnitts; *nr* = Nervenrohr; *sen* = Schwanzentoderm; *sm* = Schwanzmesoderm; sm_1 = Schwanzmuskelzellen, die, die Chorda begleitend, bis in den Rumpfabschnitt vordringen (?).

sehr reicher Menge vorhanden sind, so ist das eine Folge der regen Vermehrung der bereits in die Leibeshöhle ausgewanderten Zellen.

Diese rege Zellvermehrung erscheint aber auf den vorderen Abschnitt der Mesodermplatten beschränkt, während sich der hintere ganz anders verhält. Dieser Vordertheil wurde als prächordales Mesoderm bezeichnet (Salensky), und es lässt sich gegen diese Benennung kaum ernstlich Widerspruch erheben, wenngleich häufig (*Clavelina*) das Vorderende der Chorda noch mehr oder minder weit in ihn hereinreicht. Man findet daher in gewissen Querschnitten durch den Embryo neben der Chorda zahlreiche, häufig in Theilung begriffene Mesodermzellen dicht gedrängt in mehreren Schichten übereinander gelagert (Textfig. 161 *A*). Zweckmässiger wäre daher wohl die Bezeichnung Rumpfmesoderm für den Vorderabschnitt der Mesodermstreifen, weil

er auf die Region beschränkt ist, die später zum Rumpf der freischwimmenden Larve wird. In diesem Rumpfmesoderm findet also eine lebhafte Zellvermehrung statt, und die primäre Leibeshöhle erscheint hier von grösseren oder kleineren Mesenchymzellen häufig vollkommen ausgefüllt, so dass keine merklichen Lückenräume bestehen bleiben (Textfig. 161 *A*). In älteren und grösseren Embryonen erweitert sich aber auch die Leibeshöhle sehr erheblich, und dann ist das niemals mehr der Fall, sondern die einzelnen Zellen oder Zellgruppen sind durch weitere und engere Zwischenräume getrennt. Diesen Mesenchymzellen des Rumpfes fällt weiterhin eine sehr wichtige Bedeutung zu, denn sie bilden ausser Binde- und Füllgewebe die Musculatur der ausgebildeten Ascidie, die allerdings nur spärlich verbreiteten besonderen Gefässwandungen der Blutbahnen, die Blutzellen und die Geschlechtsorgane.

Der hintere oder chordale Abschnitt der Mesodermstreifen, den Salensky Schwanzplatte nennt, verhält sich ganz anders als der vordere. Im Gegensatz zu diesem hören hinten häufig schon auf sehr frühem Embryonalstadium die Zelltheilungen auf, so dass auch in der freischwimmenden Larve, wenn das Schwanzmesoderm seine vollendetste Ausbildung erfahren hat, die Zahl der die Chorda begrenzenden musculösen Mesodermelemente nur eine verhältnissmässig beschränkte ist. Dagegen erfahren die Schwanzmesodermzellen eine eigenartige histologische Differenzirung und Anordnung, in der Art, dass sie sich zu einer Muskelplatte umformen und anordnen.

In den Embryonen der meisten Ascidien, vielleicht aller, scheint die Differenzirung der Zellen der Schwanzplatte zu musculösen Elementen am Hinterende zu beginnen und allmählich nach vorn zu vorzuschreiten. Auf einem ziemlich frühen Stadium dieser histologischen Umbildung ähneln die jungen Muskelzellen in sehr hohem Masse den das Nervenrohr zusammensetzenden Elementen (*Clavelina*, *Ciona*, *Molgula nana*), und daraus scheint mir die Annahme mancher Autoren sich zu erklären, dass für Nerven- und Muskelgewebe der Ascidien eine gemeinsame embryonale Anlage bestehe. Im weiteren Verlauf der Entwickelung verschwindet diese Aehnlichkeit aber wieder, und die Verschiedenheit der Muskel- und Nervenzellen wird umso auffallender, je mehr die Differenzirung ihrer Vollendung sich nähert.

Die geringere Zahl der Zellen im Schwanzmesoderm bedingt einmal eine vom Rumpfmesoderm verschiedene Anordnung und ermöglicht andererseits eine bedeutende Grössenzunahme und Streckung der einzelnen Elemente. Die Schwanzplatte ist einschichtig und infolge der bedeutenden Längsstreckung verhältnissmässig sehr schmal, so dass sie in der Regel nur drei Zellen breit erscheint und am äussersten Caudalende in zwei oder auch nur eine Zelle ausläuft.

Mehrere Autoren haben Abbildungen veröffentlicht, in denen die Schwanzplatten viel breiter und aus beträchtlich mehr Zellen zusammengesetzt gezeichnet sind. Nach Kupffer's allerdings längst als irr-

thümlich erkannten Angaben müssten die Schwanzplatten des geschwänzten *Ciona*-Embryos mindestens fünf bis sechs Zellen breit sein, und auch bei *Amaroucium* zeichnen Maurice und Schulgin die Schwanzmusculatur in einer ähnlichen Breite. Nach Reichert müsste die Chorda bei Larven und Embryonen des *Botryllus violaceus* von einem continuirlichen, auch dorsal und ventral geschlossenen Muskelschlauch umgeben sein, der auf dem Querschnitt mindestens aus acht Zellen, links nnd rechts aus je vier, besteht. Da aber Reichert sowohl das caudale Entoderm als das dorsale Nervenrohr des Schwanzes völlig übersehen hat, ergab sich von vorn herein, so wie es später Pizon auch thatsächlich nachgewiesen hat, die grosse Wahrscheinlichkeit des Vorkommens von dreireihigen Schwanzplatten. Anders scheinen allerdings die Verhältnisse bei den Embryonen von *Fragaroides elegans* zu liegen, bei denen Lahille (1900) noch im voll entwickelten Ruderschwanz der Larve jedes Muskelband, wenigstens an der Schwanzwurzel, acht Zellen breit fand. Und noch grösser ist die Zellenzahl bei *Distaplia* (siehe weiter unten, p. 773 u. p. 826).

Da bei dem Längenwachsthum des Schwanzes die Zellenzahl der Schwanzplatte gar nicht oder nur in unerheblicher Weise zunimmt, strecken sich die späteren Muskelelemente ebenfalls oft sehr erheblich in die Länge, indem sie sich dabei gegeneinander verschieben können (Fig. 1, Taf. XXVIII). Da, wie erwähnt, die Differenzirung der noch indifferenten Schwanzmesodermzellen zu musculösen von hinten nach vorn zu vorschreitet, trifft man am Vorderende der Chorda jüngerer Embryonen noch solche Zellen, die den benachbarten Mesenchymzellen des Rumpfes in hohem Masse ähnlich sehen. Es ist mir zweifelhaft, dass diese an dem vordersten Chordaende gelegenen jungen Muskelzellen vom hinteren Leibesabschnitt aus sich bis hierher nach vorn vorgeschoben haben könnten, vielmehr glaube ich, dass es die in der Tiefe, beim Stützorgan liegenden Zellen des Rumpfmesoderms selbst sind, die sich in einer von den mehr peripher gelagerten Zellen verschiedenen Weise differenzirten. Daraus wäre zu schliessen, dass eine vollkommen scharfe Trennung zwischen den beiden hier unterschiedenen Abschnitten der Mesodermstreifen nicht besteht, sondern dass beide in der Mitte des Embryos innig miteinander zusammenhängen. Erst in späteren Stadien, nachdem einerseits die Muskelzellen, andererseits das Mesenchym sich ausgebildet haben, fehlt jeder Uebergang, und Rumpfmesoderm und Schwanzplatten sind in jeder Beziehung durchaus scharf voneinander geschieden.

Kupffer (1870) hatte in nicht mehr ganz jungen geschwänzten *Ciona*-Embryonen sowie auf früheren Stadien das Schwanzmesoderm zweischichtig gefunden, obwohl es in Wirklichkeit nur aus einer einzigen Lage von Muskelzellen besteht. Bei der Untersuchung von optischen Durchschnitten von Totalpräparaten ist ein solcher Irrthum immerhin leichter zu begehen; er ist übrigens Kupffer in derselben Arbeit noch mehrfach untergelaufen, denn auch die Kiemendarmanlage zeichnet er zwei-

und mehrschichtig, obgleich sie doch nur überall aus einer Zelllage sich aufbaut. Bedeutungsvoller erscheinen daher die Angaben Davidoff's für *Distaplia*, denn bei dieser Synascidie zeigen die in sorgfältiger Weise ausgeführten Querschnittserien durch die junge Ruderschwanzanlage allenthalben ein zwei- oder dreischichtiges Schwanzmesoderm (vergl. Textfig. 161 *B*). Die einzelnen Zellen in den Schwanzplatten sind im Vergleich zu den Chordazellen desselben Embryos ausserordentlich klein und auch viel weniger umfangreich, als sie sonst bei gleichalterigen Embryonen anderer Ascidien zu erscheinen pflegen. Gegen Ende der Embryonalzeit müssen sich wohl diese Schwanzmesodermzellen zu einer einschichtigen Lage verschieben, denn nach Della Valle stellt jedes Muskelband des Ruderschwanzes der freischwimmenden Larve eine einschichtige Zellplatte dar, in der auf dem Durchschnitt allerdings oft mehr als zwei Dutzend Elemente zu zählen sind.

5. Die Entwickelung zur geschwänzten freischwimmenden Larve.

Während der letzten Embryonalzeit prägt sich der Gegensatz zwischen Rumpf- und Schwanzabschnitt immer schärfer aus. Da der Follikel den ganzen Embryo fest umschliesst, kann der sich so überaus rasch und mächtig verlängernde Schwanz nicht in einer geraden Richtung fortwachsen, sondern muss sich bogenförmig krümmen, um, der Ventralseite des Rumpfes fest angeschmiegt, dicht unter dem Follikel nach vorn zu sich auszudehnen. Dabei verlässt er gewöhnlich die Medianebene und gelangt an eine Seitenwand des Rumpfes, bei *Clavelina* an die rechte. Doch ist diese asymmetrische Verlagerung häufig nur sehr wenig ausgeprägt, so dass der Schwanzabschnitt nahezu in der Medianebene verläuft. In Bezug auf den Grad der Verschiebung des Schwanzes aus der Mittelebene scheinen nicht unbedeutende individuelle Verschiedenheiten bei den verschiedenen Embryonen einer Species zu bestehen, und bei *Clavelina* z. B. trifft man gelegentlich Embryonen, deren Schwanzende statt der normalen rechtsseitigen Lage einen fast genau medianen Verlauf zeigt. Auch verändert sich hier während der Embryonalentwickelung die Lage des Schwanzes mehr oder minder erheblich, und zwar in der Art, dass bei den älteren, zum Ausschlüpfen bereiten Embryonen unverkennbar die Neigung besteht, dem Schwanzabschnitt einen medianen Verlauf zu geben. Dieser wird oft nur dadurch gestört, dass der Haftfortsatz am Vorderende des Rumpfes seitlich beim Schwanz vorbei wächst.

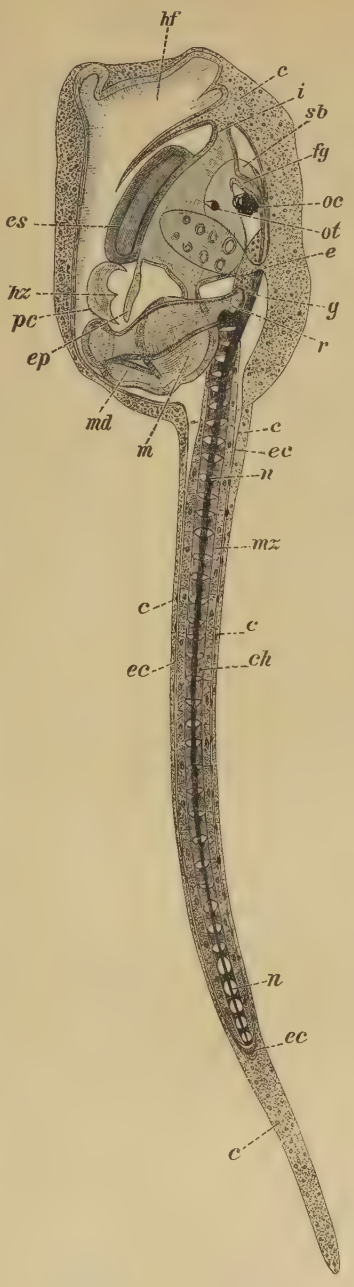
Bei der weiteren Längsstreckung des Schwanzes biegt das Vorderende schliesslich nach der Rückenseite um und wächst, wenn es dort auf den Follikel trifft, diesem entlang nach hinten zu. Nach vollendetem Wachsthum umgiebt somit der Schwanzabschnitt kranzförmig den Rumpf, und in vielen Fällen hat sich das hinterste Ende so weit gestreckt, dass

es bis in die Nähe des Chordaanfangs gelangt (Fig. 3, Taf. XXVIII). Der Schwanz bildet dann eine nahezu ganz geschlossene, kreisähnliche oder elliptische Figur und übertrifft den Vorderabschnitt um ungefähr das $2^1/_4$—$2^1/_2$fache an Länge. Dass der Schwanz sich so bedeutend verlängert, dass er — abgesehen von seinem lediglich durch den Cellulosemantel gebildeten hintersten Endabschnitt — eine zweite Spiraltour zu beschreiben beginnt und auf dieser ein erhebliches Stück fortwächst, ist mir nicht bekannt geworden. Trotzdem kann das Ruderorgan, nachdem der Embryo den Follikel gesprengt hat, zuweilen eine verhältnissmässig sehr bedeutende Länge erreichen. Bei *Botryllus violaceus* z. B. übertrifft es, nach den Abbildungen Reichert's zu urtheilen, die Rumpflänge um mehr als das Vierfache, und ähnlich berichtet Darwin von einer *Synoicum* nahe stehenden Synascidenlarve, deren Schwanz ungefähr fünfmal so lang als der „oblonge Kopf" ist. Sehr oft ist aber der Schwanz beträchtlich kürzer, und dann bildet er auf dem letzten Embryonalstadium einen Bogen, der sich nur über einen Theil des Umfangs des Rumpfes ausdehnt. Bei *Distoma mucosum* reicht er auf der Ventralseite des Rumpfes nur bis zu dessen Vorderende, ohne sich auf die Dorsalseite hinüberzuschlagen, und wird daher nur etwa $1^1/_4$—$1^1/_2$mal so lang als der Vorderkörper (Drasche). Aehnliche Grössenverhältnisse kehren bei Embryonen und Larven sehr vieler Ascidien wieder (manche *Didemnum*, *Diplosoma*, *Distaplia*, *Cystodytes durus* u. s. w.). Uebrigens bleibt das Verhältniss der Schwanz- und Rumpflänge während der letzten Embryonalzeit und während der freien Larvenperiode nicht unverändert das gleiche. Mit der oft sehr mächtigen Ausbildung des äusseren Cellulosemantels, die in diese Zeit fallen kann, ändern sich diese Beziehungen nicht unerheblich.

Es ist schon im vorigen Abschnitt (p. 751) darauf hingewiesen worden, dass der Schwanzabschnitt während seiner bedeutenden Längsstreckung eine Drehung um seine eigene Axe erfährt, und zwar beträgt sie etwa 90°. Die Zahl der Ascidien, bei denen diese Rotation festgestellt worden ist, ist ausserordentlich gering; aber es liegt vielleicht die Annahme nahe, dass die Drehung des Schwanzes eine allgemein verbreitete Eigenthümlichkeit aller Larven sein und überall in demselben Sinne erfolgen möchte, denn es ist mir nicht bekannt, dass bei irgend einer Ascidie ein ganz gerader Verlauf des Ruderschwanzes erwiesen worden wäre. Die Axendrehung erfolgt immer in der Weise, dass nach Sprengung des Follikels und Streckung des Ruderorgans das ursprünglich median und dorsal verlaufende Nervenrohr des Rumpfes bei der freischwimmenden Larve im Ruderschwanz vollständig nach links hinüberrückt, während der caudale Entodermstrang an der gegenüberliegenden Seite verläuft, die der rechten des Rumpfes entspricht (Textfig. 162). Diese Drehung des Larvenschwanzes muss als um so bedeutungsvoller erscheinen, da sie durchaus zu dem gleichen Verhalten führt, das wir oben (p. 85) bei den Appendicularien feststellen konnten. Ein Unterschied

besteht nur darin, dass bei diesen letzteren der vom Rumpf ganz scharf abgesetzte Ruderschwanz in allen seinen Theilen, vom vordersten bis zum hintersten Ende, ganz gleichmässig um 90° sich dreht, während bei den Ascidienlarven im vorderen Schwanzabschnitt erst ganz allmählich durch Torsion um die Axe die endgiltige asymmetrische Lage gewonnen wird. Im Bereiche des vordersten Chordaendes liegt im Rumpf jüngerer Embryonen das Nervenrohr noch ziemlich genau median und dorsal über den Chordazellen (vergl. Textfig. 161, p. 770), und erst weiter hinten verschiebt es sich asymmetrisch.

Fig. 162.



Freischwimmende Larve der *Clavelina lepadiformis*, von links gesehen. $^{25}/_{1}$.
c = Aeusserer Cellulosemantel; *ch* = Chorda; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *ep* = Epicard; *es* = Endostyl; *fg* = Flimmergrube; *g* = Rumpfganglion; *hf* = Haftfortsatz; *hz* = Herzwand; *i* = Ingestionsöffnung; *m* = Magen; *md* = Mitteldarm; *mz* = Muskelzellband des Ruderschwanzes; *n* = Nervenrohr; *oc* = Auge; *ot* = Otolith; *pc* = Pericardialwand; *r* = Rectum; *sb* = Sinnesblase.

Wie in einem folgenden, die Bildung des Cellulosemantels behandelnden Theil dieses Abschnitts (p. 789 u. fg.) genauer dargelegt ist, bildet sich in der ursprünglichen Medianebene des Schwanzes über dem Nervenrohr und dem Caudalentoderm in älteren Embryonen ein flossenförmiger Saum der äusseren Cellulosemantelsubstanz aus; und damit hängt es zusammen, dass das Ruderorgan, so lange der Embryo vom Follikel umschlossen wird, eine ganz bestimmte Lage zu diesem letzteren einnimmt. Die eine Seite des Schwanzes (bei *Clavelina* die rechte) schmiegt sich der Innenseite des Follikels, die andere dem Rumpfabschnitt dicht an, während in der Medianebene dorsal und ventral über dem Ektodermepithel genügend Raum frei bleibt, damit der Flossenkamm sich ausbilden könne. Dieser letztere liegt also ziemlich dicht dem Follikel an und wird auch von ihm häufig in seiner Form beeinflusst, so dass erst

nach dem Freiwerden der Larve die normale, regelmässige Gestalt des Ruderschwanzes gewonnen erscheint.

Schon während der letzten Embryonalperiode, nachdem die Fibrillen der Schwanzmusculatur sich entwickelt haben, bemerkt man lebhaft zuckende Bewegungen des Schwanzabschnitts, die dahin zielen, den Follikel zu sprengen, indem bald dieser, bald jener Theil der bereits recht fein und membranartig gewordenen Hülle von innen her einem starken Druck ausgesetzt wird. Reisst der Follikel auch nur an einer beschränkten Stelle entzwei, so befreit sich die Larve (*Clavelina*) in wenigen Secunden und schlüpft aus. Der Schwanz, der, von dem Follikel umschlossen, vorher den Vorderleib umkreist hatte, streckt sich augenblicklich gerade und bewegt die Larve durch seine Schläge zumeist recht rasch und gewandt schwimmend umher. Der Uebergang vom Embryonalleben zum freien Larvenstadium ist also in jedem einzelnen Fall ein sehr plötzlicher und scharf markirter. Andererseits darf nicht übersehen werden, dass selbst die verschiedenen Larven einer Species nicht immer im Momente des Ausschlüpfens alle ihre Organe auf genau dem gleichen Entwickelungsstadium stehend zeigen. Bei *Clavelina* habe ich das häufiger beobachtet und bereits vor zwanzig Jahren erwähnt, dass zuweilen die Larven erst so spät ausschlüpfen, dass manche Organe bereits auf einem vorgerückteren Entwickelungsstadium stehen, als es andere Larven zeigen, die sich schon festgesetzt haben. Ich führe dieses verspätete Freiwerden in erster Linie darauf zurück, dass in manchen Fällen der Follikel besonders fest und widerstandsfähig und die Schwanzmusculatur vielleicht gleichzeitig auch weniger kräftig entwickelt sein möchten, so dass es besonders langer und angestrengter Arbeit bedarf, bis die Sprengung der Hülle erzielt wird. Im folgenden, 6. Abschnitt werde ich darauf aufmerksam machen, dass es dem Embryo zuweilen überhaupt nicht gelingt, sich aus dem Follikel zu befreien.

Wenn derartige weitgehende individuelle Verschiedenheiten in Bezug auf die Höhe der Ausbildungsstufe der Organe bei der freischwimmenden Larve vorkommen, wird es als selbstverständlich erscheinen müssen, dass noch bedeutendere Unterschiede sich bei den Larven der verschiedenen Species finden. Auf solche Verschiedenheiten, die z. B. auf eine sehr frühe oder etwas später auftretende Knospenbildung mancher Embryonen und Larven der Synascidien zurückzuführen sind, soll hier nicht eingegangen werden. Sie fallen zwar schon bei flüchtiger Betrachtung der äusseren Larvenform sehr merklich ins Auge, finden aber doch erst in dem die Knospung behandelnden Capitel später ihre hinreichende Erklärung. Bei der ausserordentlich geringen Zahl der Ascidienarten, deren Larven bisher eingehender untersucht worden sind, muss ich mich auf wenige Beispiele beschränken, um die bedeutenden Verschiedenheiten der Organisation der freischwimmenden Larven darzuthun. In erster Linie werden wir uns an die Unterschiede zu halten haben, die die Aus-

bildung des Kiemenkorbs und des Verdauungstractus aufweist, denn hierin bestehen die grössten Mannigfaltigkeiten.

Am einfachsten und wenig umfangreichsten entwickelt erweist sich der Kiemen- und Darmapparat bei den Larven der *Ciona*, *Ascidia mentula*, *Phallusia* und einigen anderen. Kupffer hatte weder bei *Ciona* (1870) noch bei *Ascidia* (1872) auf dem freischwimmenden Larvenstadium eine Andeutung von Kiemenspalten beobachtet. Spätere Untersucher aber, die die *Ciona*-Larven in Schnitte zerlegten, fanden sie vor. Julin (1899) konnte jederseits einen deutlichen Spaltraum erkennen, der die Peribranchialeinstülpung mit der Kiemendarmhöhle verband, Selys-Longchamps (1900) fand aber allerdings noch keine wahren Kiemenspalten, sondern sah jederseits nur zwei entodermale Ausstülpungen, die primären Kiemengänge, die noch nicht in die Peribranchialräume durchgebrochen waren. Es scheinen also bei *Ciona* in dieser Beziehung individuelle Verschiedenheiten vorzukommen. Etwas höher organisirt ist der Kiemendarm bei *Phallusia*-Larven. Bei diesen sah Kowalevsky die beiden Peribranchialbläschen zwar noch getrennt links und rechts nach aussen münden, andererseits aber durch deutliche schlitzförmige Spalten nach innen zu in die Kiemendarmhöhle geöffnet. Die Larven der *Styelopsis grossularia* tragen jederseits nur eine Spalte, die der meisten anderen Monascidien aber zwei.

Beträchtlich höher entwickelt ist der Kiemendarmapparat in *Clavelina*-Larven. Im Gegensatz zu den Angaben älterer Autoren fand Seeliger jederseits bereits zwei Reihen von je vier bis fünf Kiemenspalten und die beiden Peribranchialräume bei vielen Larven, freilich nicht bei allen, bereits dorsal zu einem unpaaren Cloakenraum verbunden. Der Verdauungstractus erwies sich in Oesophagus, Magen, Mittel- und Enddarm gegliedert, Herz, Pericard und Epicard waren gesondert (Textfig. 162; Fig. 4, Taf. XXVIII). Noch vollkommener ausgebildet ist der Kiemendarm der *Cystodytes*-, *Leptoclinum*-, *Diplosoma*- und *Distaplia*-Larven, denn bei diesen sind bereits die vier Kiemenspaltenreihen, die die entwickelte Ascidie auszeichnen, vorhanden (vergl. Textfig. 163), und ähnlich erweist sich auch die *Perophora*-Larve. Vier Kiemenspaltreihen, von denen eine jede eine recht ansehnliche Zahl Perforationen aufweisen kann, zeigen auch die freischwimmenden Larven mancher anderen Synascidien, die im ausgebildeten Zustand eine beträchtlich grössere Zahl Spaltenreihen besitzen. Lahille zeichnet ein solches Verhalten bei den Larven von *Fragarium elegans* (Textfig. 163 *G*) und *Amaroucium Nordmanni* (Textfig. 163 *I*), und es ist nicht auf diese hier besonders angeführten Arten beschränkt (z. B. *Colella*).

Diese eben angedeuteten Verschiedenheiten in der Organisation der freischwimmenden Larve lassen errathen, dass für die Darstellung der Entwickelungsvorgänge, die in diesem Abschnitt zu behandeln sind, eine gewisse Schwierigkeit besteht. Bis zu welchem Stadium soll hier die Entwickelung der Organe verfolgt werden, wenn die Larven verschiedener

Species sich so sehr verschieden verhalten, und wenn die Entwickelungsvorgänge, die sich bei den einen schon während der freischwimmende Periode vollziehen, bei den andern erst nach der Festsetzung in Erscheinung treten? Ich werde im Allgemeinen versuchen, in diesem Abschnitt auch noch die vorgerückteren, wenn auch nur bei vereinzelten Larvenarten auftretenden Entwickelungsstadien der verschiedenen Organe zu besprechen, die Beschreibung also bis zu einem möglichst hohen Endstadium zu führen. Es wird im Einzelnen besonders darauf hinzuweisen sein, wenn die beschriebene Entwickelungsstufe eines Organs bei gewissen Ascidien erst auf dem späteren, festsitzenden Stadium erreicht wird.

Trotz dieser Verschiedenheiten in der Organisation zeigen die freischwimmenden Larven der Ascidien eine gewisse Uebereinstimmung in ihrer äusseren Gestalt. Diese ist in erster Linie durch die Sonderung des Körpers in die beiden Abschnitte bestimmt. Wenn auch der Rumpf schon in Folge der erwähnten Verschiedenheiten seines Baues eine gewisse Variabilität der Form zeigt, so kann doch seine Gestalt als eine vorherrschend kugelähnliche oder auch eiförmige bezeichnet werden. Hat der Cellulosemantel, wie es häufig der Fall ist, schon während des freien Larvenlebens eine ansehnliche Dicke im Rumpfabschnitt erlangt, so bestimmt er in ganz erheblicher Weise die äussere Form. Gleichartiger als der Vorderkörper erweist sich die Gestalt des Ruderschwanzes. Stets ist dieser in seitlicher Richtung mehr oder minder auffallend comprimirt, da in der Medianebene der äussere Cellulosemantel sich in der vorhin schon angedeuteten Weise flossenartig erhebt; hinten endigt er lanzettförmig zugespitzt. Schwanz und Rumpf erscheinen nicht immer äusserlich gleich scharf voneinander abgegrenzt und geschieden, sondern zuweilen ist gerade an dieser Uebergangsstelle der Cellulosemantel besonders mächtig, so dass das Hinterende des Rumpfes ganz allmählich in das flache Ruderorgan ausläuft.

Ueber die Zeitdauer der Embryonalentwickelung liegen nur wenige ganz zuverlässige Angaben vor. Sie beziehen sich alle auf solche Ascidien, deren Eier in ungefurchtem Zustand abgelegt werden und ihre Entwickelung frei im Meerwasser durchlaufen. Zumeist lässt sich bei diesen sehr leicht die künstliche Befruchtung mit Erfolg ausführen, und damit ist eine vollständig genaue Altersbestimmung eines jeden Stadiums möglich. Allerdings bestehen auffallend grosse individuelle Verschiedenheiten in Bezug auf die Entwickelungsdauer. Das erweisen besonders die zahlreichen Angaben über die *Ciona intestinalis*. Ich hatte in Triest häufig die Eier dieser Ascidie künstlich befruchtet und nachher in verschiedene Gläser vertheilt. Geschah die Entwickelung in den kalten Kellerräumen des Aquariums, so fand ich erst nach 24 Stunden oder noch später die ersten freischwimmenden Larven. In Parallelzuchten, die sich tagsüber in dem bis auf 25° C. erwärmten

Laboratoriumsraum befanden, traten diese Larven schon nach 11—12 Stunden auf. In übereinstimmender Weise fand Castle, dass die *Ciona* an der amerikanischen Küste der Atlantis (über die regelmässige Laichzeit siehe oben, p. 724) in 12 Stunden die Entwickelung vom befruchteten Ei bis zum völlig ausgebildeten Embryo durchläuft, und dass in der ersten Nacht, 12—24 Stunden nach dem Beginn der Furchung, die Larven frei würden. Auffallend langsam entwickelt sich nach Kupffer (1870) die *Ciona canina* in der Ostsee. Die Larve schlüpft erst zwischen der 48. und 60. Stunde aus, „nachdem sie vorher durch einige Stunden Streckbewegungen gezeigt hatte, wobei sie die ursprüngliche Eihaut in die Länge dehnte. Sobald sie frei geworden, beginnt sie nicht gleich lebhaft zu schwimmen, sondern liegt erst ziemlich ruhig da".

Vollzieht sich die Embryonalentwickelung innerhalb des Mutterthieres, so ist die Feststellung der Entwickelungsdauer der einzelnen Stadien beträchtlich schwieriger, und genauere und zuverlässige Angaben sind mir überhaupt nicht bekannt geworden. Wenn die Entwickelung des *Ciona*-Embryos gelegentlich in einem Dutzend Stunden sich vollenden kann, so erklärt sich das daraus, dass die freischwimmende Larve dieser Ascidie, wie wir oben sahen, auf einem verhältnissmässig noch wenig hohen Stadium der Ausbildung steht und Herz und Kiemendarm in der Entwickelung noch wenig vorgeschritten zeigt. Wo diese Organe, wie bei den meisten Synascidienlarven, viel vollkommener ausgebildet sind, wird sicher auch die Dauer der Embryonalentwickelung, die in bestimmten Bruträumen der Elternthiere geschieht, eine wesentlich längere sein.

a. Das ektodermale Hautepithel.

Nachdem das Nervenrohr sich geschlossen hat, geht allmählich das äussere Epithel des jungen Embryos fast gänzlich in das Hautepithel der Larve über; nur die Wandungen der Peribranchialräume und Cloake und die Mundbucht entstehen noch während der späteren Embryonalzeit aus dem Ektodermepithel durch Einstülpungen. Die ektodermale Leibeswand bleibt während dieser Entwickelungsperiode an allen Stellen durchaus einschichtig. Die Zellen werden fast allenthalben erheblich kleiner, indem sie sich zu wiederholten Malen theilen und dabei die im Plasma aufgespeicherten Dotterschollen verbrauchen.

Am einfachsten bleibt das Hautepithel während der Embryonalentwickelung im Schwanzabschnitt. Es flacht sich hier namentlich an den Seiten des Ruderorgans sehr bedeutend ab und wird zu einem feinen Plattenepithel, in dem die Kerne in weiten Abständen voneinander stehen. Nur in der Medianebene, in einer schmalen Zone ventral und dorsal, bleibt es etwas dicker, und hier liegen die Kerne auch dichter nebeneinander (Fig. 5, Taf. XXVIII). Zuweilen (*Molgula nana*) nehmen diese Kerne eine ziemlich unregelmässige, lappenförmige Gestalt an, ein

Beweis dafür, dass das Epithel des Ruderschwanzes zu weiteren histologischen Umbildungen nicht mehr befähigt ist (Textfig. 173). Das flache Ektodermepithel im Schwanz wurde von den meisten älteren Autoren (Reichert) vollkommen übersehen.

Während das Hautepithel des Schwanzes einen einfachen, glatten, straff ausgespannten Schlauch darstellt, der die Muskelbänder, Nervenrohr, Caudalentoderm und Chorda umhüllt, faltet sich die ektodermale Leibeswand des Rumpfes in eigenartiger Weise ein und aus, so dass Haftfortsätze und Haftpapillen entstehen, in deren Bereich zum Theil auch die Zellen in histologisch besonderer Art differenzirt sind.

Am besten bekannt ist die Entwickelung des Haftapparats bei *Clavelina*. In der vorderen Ektodermwand älterer Embryonen dieser Ascidie bemerkt man gewöhnlich drei verdickte Stellen, an denen grössere Cylinderzellen liegen, während im ganzen übrigen Bereich das Ektoderm bei zunehmender Grösse des Rumpfes immer mehr sich verdünnt hatte und aus kleinen Zellen besteht. Bald erheben sich an diesen Stellen drei kleine Papillen, die als Haftpapillen zu bezeichnen sind. Gleichzeitig vergrössert sich auch die ganze ektodermale Vorderwand, an der die Haftpapillen sitzen, und entfernt sich immer mehr von dem den Endostyl bildenden Theil des Kiemendarms, dem sie vorher ziemlich dicht anlag. So wird im vordersten Embryonalabschnitt die primäre Leibeshöhle ausserordentlich umfangreich und erfüllt den sogenannten Präorallobus oder Kopflappen (praeoral lobe, mamelon céphalique), der die Haftpapillen trägt. Dicht hinter der eben entstandenen Mundbucht tritt nun im Ectoderm eine Furche auf, die parallel zum Endostyl an der Ventralseite allmählich nach hinten zu vorschreitet und den Kopflappen von dem Rumpf abzuschnüren beginnt. Bei *Clavelina*-Larven ist diese Abtrennung in der Regel ziemlich weit fortgeschritten, so dass beide Theile nur noch an einer wenig umfangreichen Stelle ventral und hinten miteinander im Zusammenhang stehen. Der auf diese Weise abgeschnürte Kopflappen des Embryos wird weiterhin zu dem von mir als Haftfortsatz oder Haftstolo bezeichneten Gebilde. Die drei Papillenanlagen desselben grenzen sich schärfer voneinander ab und können sich zu ganz ansehnlichen Zapfen erheben, zwischen denen das Schwanzende hindurchzieht (Fig. 3, Taf. XXVIII). Häufig bleiben die Papillen nur sehr klein und niedrig, stets aber finden sich in ihrem Epithel Drüsenzellen eingelagert. Uebrigens zeigen die Art und Weise der Ausbildung des Haftstolos und der Papillen bei *Clavelina* eine bedeutende Variabilität (vergl. Fig. 4, Taf. XXVIII; Textfig. 162, p. 775).

Bei vielen einfachen Ascidien (*Phallusia mammillata* nach Kowalevsky und Krohn, *Ciona canina*, *Ascidia mentula* nach Kupffer) steht der gesammte Haftapparat der freischwimmenden Larve erst auf der Ausbildungsstufe, die die *Clavelina*-Embryonen schon geraume Zeit vor dem Ausschlüpfen erreicht haben. Zwar finden sich auch dort drei mehr oder minder weit vorspringende Haftpapillen, aber der Präorallobus wölbt

sich noch, und zwar bei *Ciona* ganz besonders weit, als ein einheitlicher Lappen über das ganze Vorderende der Larve, ohne noch durch eine Furche zu einem besonderen Haftstolo abgetrennt zu sein. An den drei kegelförmigen Haftpapillen der *Ciona canina* fand Kupffer je einen „auf leichter Einschnürung aufsitzenden Knopf, der mehrere kurze, starre, spitze Borsten trägt", während Kowalevsky's Abbildungen von *Ciona intestinalis* von diesen Einzelheiten nichts erkennen lassen. Die kürzeren Papillen der *Phallusia* sollen nach Krohn am freien Ende eine kleine, saugnapfartige Vertiefung aufweisen.

Die meisten Synascidienlarven zeigen das Ektodermepithel der ursprünglich vorderen Embryonalregion beträchtlich complicirter gestaltet, wenn es sich in den Haftapparat umbildet. Besonders Lahille (1890) hat eine Reihe Abbildungen von vorgerückteren Embryonalstadien und freischwimmenden Larven veröffentlicht, die den Haftapparat mit aller Deutlichkeit erkennen lassen (Textfig. 163) und weitgehendere Schlussfolgerungen gestatten. Auch die Untersuchungen Salensky's über *Distaplia*, *Diplosoma* und *Didemnum* liefern in dieser Frage werthvolles Material.

Zumeist sind es die Haftpapillen, die eine vollkommenere Ausbildungsstufe erreichen, indem sie sich zu länger oder kürzer gestielten Gebilden umwandeln, die an ihren äusseren Enden je ein saugnapfartiges Organ tragen. Der Rand des Saugnapfes ist gewöhnlich glatt, in manchen Fällen aber mehr oder minder regelmässig, seichter oder tiefer, in eine Anzahl Lappen gespalten (*Diplosoma Listeri*). Manchmal erhebt sich in der Mitte des Saugnapfes ein frei emporragender conischer oder zungenförmiger Zapfen (*Didemnum*, *Distaplia* und andere; vergl. Textfig. 163). Bei manchen Larven sitzen die Saugnäpfe nicht an der Spitze schlauchförmiger schlanker Stiele, sondern an sehr umfangreichen, blasenförmig aufgetriebenen Fortsätzen die mit dem ursprünglichen Präorallappen nur durch ganz enge Halstheile verbunden sind (*Distaplia*). Bei vielen Synascidienlarven sind freilich auch wieder die Papillen, sowie in der Regel bei den Monascidien, klein und nur wenig vollkommen ausgebildet (Botryllidae).

Im Bereiche der Papillen verändert sich die histologische Beschaffenheit des Ektodermepithels. Die Einschichtigkeit wird zwar überall gewahrt, aber die Zellen, die die Sauggrube oder die Papille bilden, sind gewöhnlich viel höher cylindrisch oder prismatisch als die übrigen Elemente des Haftapparates. Zumeist finden sich an diesen Stellen auch Drüsenzellen in grösserer oder geringerer Anzahl vor; ihre secretorische Thätigkeit scheint aber erst dann einzutreten, wenn die Festheftung der Larve erfolgen soll (vergl. weiter unten Textfig. 175). Bei *Distaplia magnilarva* liegen die Drüsenzellen, wie es nach den Angaben Salensky's scheint, nur im Zapfen, der in der Mitte der Sauggrube sich erhebt.

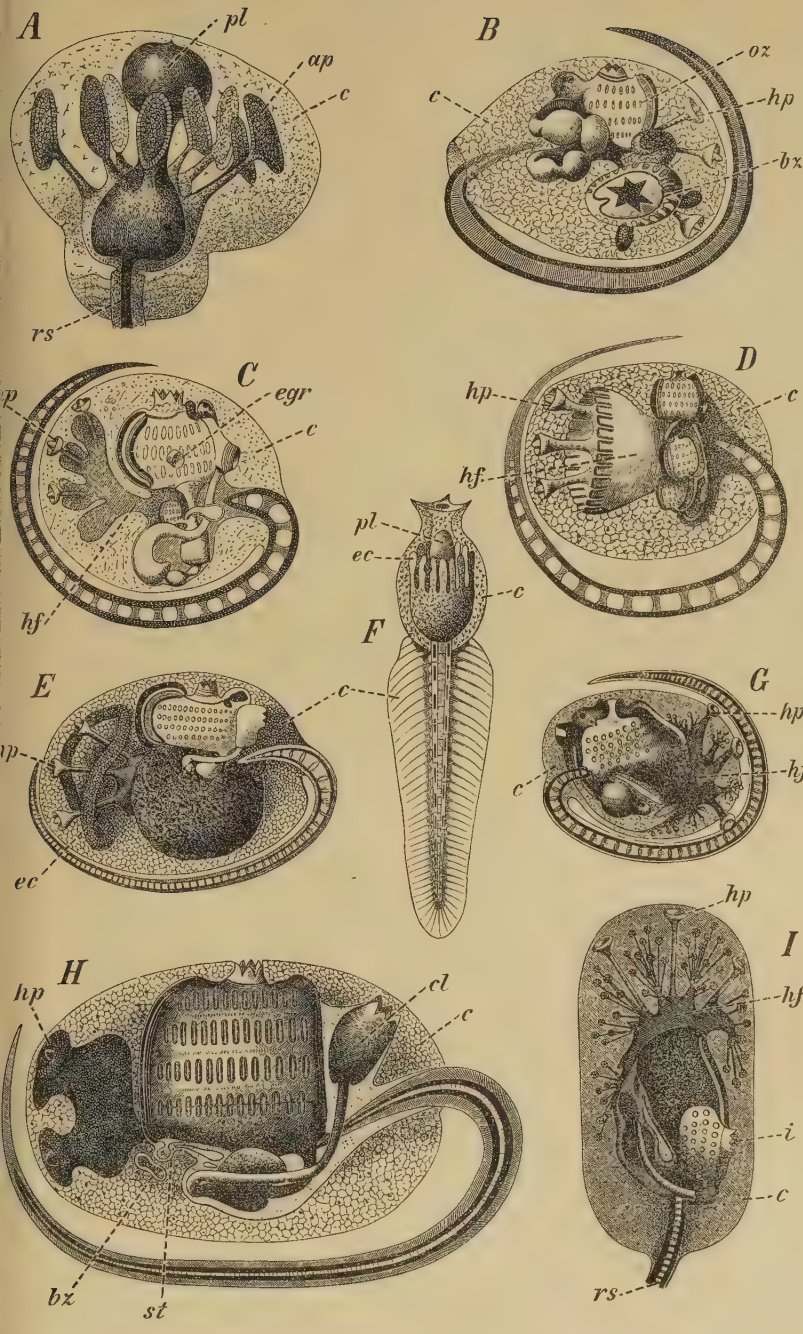
Der ursprüngliche Präorallappen des Embryos, der bei der Larve, als Haftfortsatz oder Haftstolo im engeren Sinne, die drei

Papillen trägt, ist bei vielen Synascidienlarven nur sehr wenig umfangreich (Textfig. 163). Das scheint z. B. bei manchen Botrylliden der Fall zu sein, bei denen gleichzeitig auch die Papillen klein sind, so dass hier der gesammte Haftapparat nur wenig hervortritt. Auch bei den Larven des *Diplosoma Listeri* ist der eigentliche Haftfortsatz nur sehr klein, denn der embryonale Präorallappen ist hier grösstentheils bei der Bildung der drei Haftpapillen aufgebraucht worden, die lange, an den Enden mächtige Saugscheiben tragende Schläuche darstellen. Uebrigens bedingt die Ausbildung der Haftpapillen zu langen, umfangreichen Schläuchen durchaus nicht immer ein Zurückbleiben in der Entfaltung des Haftfortsatzes; bei *Leptoclinum* (*Diplosomoides*) *Lacazei* z. B. besitzt die Larve einen sehr umfangreichen Haftfortsatz und lange Haftpapillen. Die Larven der *Distaplia magnilarva* und des *Distomum cereum* schliessen sich mehr an den *Clavelina*-Typus an, nur dass bei ihnen die drei Papillen viel grösser sind.

Am complicirtesten wird aber die Festheftungsregion im Ektoderm der Synascidienlarven dadurch, dass eine Anzahl neuer Fortsätze des Hautepithels sich ausstülpen. Es ist allerdings häufig aus den Angaben der Autoren nicht sicher zu entnehmen, ob diese Fortsätze dem Bereiche des ursprünglichen embryonalen Präorallappens angehören oder selbstständig aus dem weiter hinten sich ausbreitenden Leibesepithel hervorgehen, und daher kann ich hier manche Beispiele nur mit einem gewissen Vorbehalt anführen. Auch bei den Monascidien treten ausser den Haftpapillen noch andere Fortsätze am Ektodermepithel des ursprünglichen Präorallappens auf, aber sie bilden sich beträchtlich später, erst nach der Festsetzung der Larve, und dann sind die Haftpapillen bereits geschwunden. So berichtete schon Krohn (1852), dass die drei Papillen an der Vorderwand der *Phallusia*-Larve nach der Festheftung verschwinden, während an der Bauchseite drei neue Fortsätze hervorwüchsen, die sich dichotomisch verästeln und zu den Mantelgefässen werden. Bei den Synascidienlarven aber bestehen vielfach neben den Haftpapillen gleichzeitig noch andere Ektodermfortsätze, die, zum Theil wenigstens, als den Mantelgefässen der Monascidien homolog betrachtet werden können.

Schon Reichert hatte an der Larve von *Botryllus violaceus* neben den drei Haftpapillen eine grössere Anzahl lappenförmiger Ausstülpungen unterschieden. Pizon (1900) fand bei *Botrylloides rubrum* und Lahille (1890) bei *Polycyclus Renieri* acht solcher Lappen, und sie konnten deren allmähliche Umbildung zu den acht ersten ampullenförmigen Mantelgefässanhängen des festgesetzten Oozooits beobachten. Ganz ähnlich müsste sich nach Lahille's Darstellung die Larve der *Heterocarpa glomerata* verhalten, nur dass die Zahl der peripheren Lappen grösser ist und mehr als zwei Dutzend beträgt. Bei *Diplosoma*- und *Didemnum*-Larven hat Salensky die neben den die Saugnäpfe tragenden Haftpapillen auftretenden schlauchförmigen Fortsätze als „pelottenförmige

Fig. 163.



Freischwimmende Larven und Embryonen, die den Follikel zu sprengen im Begriff stehen. Alle Abbildungen nach Lahille. *A* = *Polycyclus Renieri*. *B* = *Diplosoma Listeri*. *C* = *Didemnum cereum*. *D* = *Leptoclinum Lacazei*. *E* = *Cystodytes durus**). $^{80}/_{1}$. *F* = *Heterocarpa* (*Styela*) *glomerata*. $^{45}/_{1}$. *G* = *Frugarium elegans*. $^{45}/_{1}$. *H* = *Distaplia magnilarva*. Circa $^{30}/_{1}$. *I* = *Anavoucium Nordmanni*. $^{50}/_{1}$. In *A* und *I* sind nur der Rumpfabschnitt und die Schwanzwurzel gezeichnet worden. *ap* = Ampullenförmige Ausstülpungen (spätere Mantelgefässe) bei *Polycyclus*; *bz* = Blastozooite oder Knospen an der Larve; *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *ec* = Kranzförmig angeordnete Ektodermfortsätze(?); *egr* = Seitliche Ektodermgruben; *hf* = Haftfortsatz oder Haftstolo; *hp* = Haftpapillen am Fortsatz; *i* = Ingestionsöffnung; *oz* = Oozooit, aus dem befruchteten Ei entstandenes Thier; *pl* = Präoralllobus, aus dem die Haftpapillen und der Haftfortsatz der Larve hervorgehen; *rs* = Ruderschwanz; *st* = Stolo prolifer bei *Distaplia*.

*) Diese Larve, die Lahille als zu *Cystodytes durus* Drasche gehörend angeführt hat, ist vielleicht nicht ganz richtig bestimmt. Denn Drasche zeichnet bei der entwickelten Ascidie in einer Kiemenspaltenreihe jeder Seite etwa $^{1}/_{2}$ Dutzend Perforationen, während Lahille bereits in den Larven mehr als die doppelte Zahl auffand.

Organe" bezeichnet und festgestellt, dass sie zu stoloartigen, den Cellulosemantel durchsetzenden Gefässfortsätzen werden. Auch bei der *Distaplia*-Larve tritt nach Salensky neben dem eigentlichen Fixationsapparat, den drei saugnapfförmigen Organen, deren Basalabschnitt Salensky „Trichter" nennt, noch ein „Stolo" auf. Dieser spaltet sich selbstständig von der ektodermalen Leibeswand der Larve ab, bildet zunächst ein durchaus einfaches, später im mittleren Theil durch eine Längsspaltung in zwei Arme zerlegtes Rohr, das sich nach vorn zu ausdehnt und mit den Saugnäpfen verwächst.

Wieder anders verhalten sich die accessorischen, neben den drei langen Haftpapillen entspringenden Ektodermfortsätze bei *Amaroucium Nordmanni* und *Fragarium elegans* Giard (Textfig. 163). Hier sieht man nämlich sehr zahlreiche langgestielte und mit knopfförmigen Enden versehene Erhebungen auftreten, die alle an dem ursprünglichen „Präoral-lappen" entspringen, über deren Bedeutung ich aber nichts Genaueres aussagen kann. —

Im ganzen übrigen Bereich der Rumpfoberfläche bietet das Ektodermepithel der Leibeswand kaum welche bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten. Nur auf zwei grubenförmige Einstülpungen möchte ich hier hinweisen, die symmetrisch, je eine rechts und links, in der Kiemendarmregion der *Didemnum*-Larve und ebenso auch bei der ausgebildeten geschlechtsreifen Form auftreten (vergl. Textfig. 163 *C*). Lahille (1890), der zuerst diese Gruben auffand, deutete sie als die alten Oeffnungsstellen der beiden ursprünglichen Peribranchialeinstülpungen, die sich von den tiefer eingesenkten Theilen abgeschnürt hätten. Während diese letzteren die Peribranchialräume darstellen und durch eine erst später auftretende dorsale Cloakaleinstülpung sich zu einem einheitlichen Raum verbinden, bleiben die abgetrennten peripheren Partien jederseits als eine Grube bestehen. In der Voraussetzung, dass diese Angaben Lahille's zutreffend seien, hatte ich seinerzeit die schematische Fig. 3 auf Taf. VII entworfen. Die späteren Untersuchungen Salensky's (1895) aber erwiesen, dass die beiden seitlichen Ektodermgruben einen solchen Ursprung nicht haben und mit den Peribranchialeinstülpungen in keinem Zusammenhang stehen. Diese letzteren entstehen viel früher, und die seitlichen Gruben bilden sich als selbstständige Einsenkungen der ektodermalen Leibeswand. Zuerst treten im Ektodermepithel Verdickungen auf, und diese senken sich als „laterale Gruben" ein. Die Grubenwand besteht aus grossen cylindrischen Zellen, die am Rand an Grösse abnehmen. Die physiologische Bedeutung dieser Gruben ist unbekannt.

In der freischwimmenden Larve fällt fast immer eine bedeutende Verdünnung des Hautepithels im Bereiche der Sinnesblase auf. Die Zellen flachen sich stellenweise so bedeutend ab, dass in den feinen Querschnitten die Kerne über weite Strecken fehlen und das Epithel wie eine homogene Membran erscheint. Bei *Clavelina* (Textfig. 165 *A* u. *B*, p. 793) liegt diese verdünnte Epithelzone da, wo der Vorderabschnitt der

ebenfalls verdünnten Sinnesblasenwand an die Leibeswand grenzt; unmittelbar über dem Sehorgan hat das Hautepithel wieder sein normales Aussehen (Textfig. 165 *C*). Lichtstrahlen, die von vorn her auf die Dorsalseite der Larve fallen, gelangen, wie weiter unten noch ausgeführt ist, nach dem Durchtritt durch die verdünnte Epithelregion gerade zum Sehorgan.

b. Der äussere Cellulosemantel.

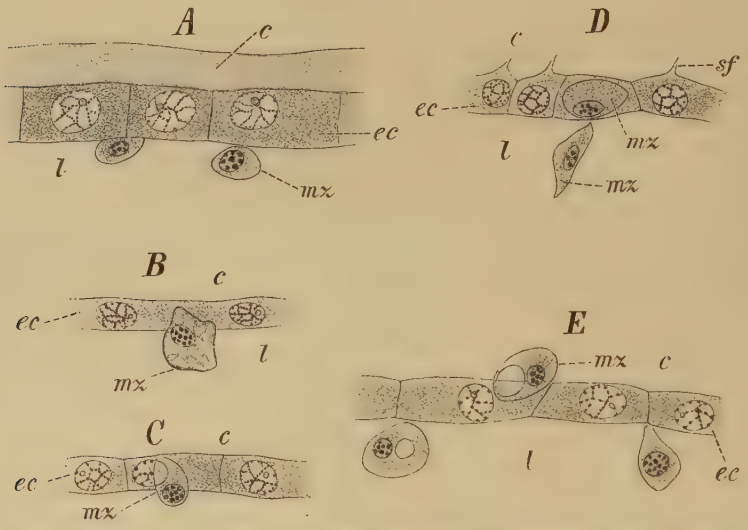
Die Bildung des äusseren Cellulosemantels beginnt während der späteren Embryonalperiode, wenn die Sonderung in Rumpf und Schwanz schon weit vorgeschritten ist. Im Schwanzabschnitt vollendet sie sich naturgemäss auf dem freischwimmenden Larvenstadium, im Rumpf dauert sie die ganze Lebenszeit des Thieres hindurch, und mit besonderer Energie vollzieht sie sich gerade auf späteren Stadien, nachdem die Festsetzung der Larve erfolgt ist. Im Allgemeinen wird es zutreffen, dass der Cellulosemantel wächst, so lange die Ascidie lebt. Wenn nun auch dieses Wachsthum während der späteren Lebenszeit vielleicht hauptsächlich auf die Thätigkeit der bereits auf früheren Stadien in das Mantelgewebe übergetretenen Zellen beruhen dürfte, so scheint doch auch noch in ganz alten Thieren immer wieder eine neue Einwanderung von Mesodermzellen zu erfolgen, so dass die schon im Embryo beginnenden Entwickelungsvorgänge niemals zum vollständigen Abschluss gelangen.

Als zu Anfang der siebziger Jahre; besonders durch die Untersuchungen Kowalevsky's, O. Hertwig's und Semper's, festgestellt worden war, dass die Testazellen sich am Aufbau des Embryos nicht direct betheiligen, wurde ausnahmslos angenommen, dass die Zellen des äusseren Cellulosemantels vom ektodermalen Hautepithel abstammen. Erst die späteren bedeutsamen Untersuchungen von Kowalevsky (1892) haben einen wesentlich veränderten Standpunct für die Beurtheilung des Cellulosemantelgewebes geschaffen. Kowalevsky lieferte den Beweis, dass es bei *Phallusia mammillata* Mesodermzellen sind, die das Hautepithel durchwandern und in die zunächst nur vom Epithel ausgeschiedene, structurlose Cellulosemantelsubstanz hineingelangen. Er vergleicht diesen Vorgang mit dem von Carrière, Kölliker und namentlich von Stöhr beobachteten Austreten der Lymph- resp. Mesodermzellen verschiedener Vertebraten auf die Oberfläche der Schleimhäute und versucht die Function und Bedeutung der Cellulosemantelzellen aus deren mesodermalem Ursprung abzuleiten.

Kowalevsky's Angaben wurden bald darauf von Seeliger (1893) bei *Clavelina* in allen wesentlichen Puncten bestätigt. Die Bildung des Cellulosemantels leitet sich damit ein, dass das Ektodermepithel des Embryos eine homogene, structurlose Schicht abscheidet, die zunächst nur so dünn und zart ist, dass sie wie eine feine Cuticula erscheint. Rasch nimmt sie aber an Dicke zu (Textfig. 164*A*) und erreicht und übertrifft

bald die des Hautepithels. An den verschiedenen Körperstellen wächst die Mantelsubstanz sehr verschieden schnell; besonders langsam verdickt sie sich an den Seiten des Schwanzabschnitts, besonders rasch in der Medianebene über dem caudalen Nervenrohr und Entodermstrang. Auch im Rumpfabschnitt vergrössert sie sich gewöhnlich vorn, im Bereiche der Haftapparate schneller als an den andern Stellen (vergl. Textfig. 163).

Fig. 164.



Bildung des äusseren Cellulosemantels bei *Clavelina*. Wanderung von Mesenchymzellen aus der primären Leibeshöhle durch das Hautepithel hindurch in die celluloschaltige Grundsubstanz. $^{1500}/_{1}$.

A = Schnitt durch die Leibeswand eines noch unentwickelten Embryos, dessen dünner Cellulosemantel noch ganz zellenfrei ist. *B*—*E* aus einer Schnittserie durch eine eben festgesetzte Larve; der Cellulosemantel ist nicht conturirt.

c = äusserer Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *l* = primäre Leibeshöhle; *mz* = Mesenchym- resp. Mantelzellen; *sf* = Secretfäden der Ektodermzellen.

Es hatte zuerst Salensky darauf aufmerksam gemacht, dass bei *Pyrosoma*-Embryonen sich viele Ektodermzellen in einen feinen protoplasmatischen Fortsatz ausziehen, der durch die ganze Celluloseschicht hindurchgeht und an der Oberfläche mit zugespitztem Ende aufhört. Diese Fortsätze scheinen für die Ausscheidung der Cellulosesubstanz von Bedeutung zu sein und wurden von mir als „Secretfäden" bezeichnet; sie finden sich, wie bereits oben (p. 266) bemerkt wurde, auch in vollentwickelten Ascidien häufig vor. Zur Zeit des ersten Auftretens der noch homogenen Grundsubstanz des Cellulosemantels habe ich sie bei *Clavelina* nicht bemerkt, sondern ich fand die äussere Fläche des Hautepithels glatt (Textfig. 164 *A*). Erst in der späteren Embryonalzeit und bei der bereits festgesetzten Larve, wenn der Mantel schon eine gewisse Dicke erlangt hat, entstehen die Secretfäden, und dann nur in spärlicherer Vertheilung und geringerer Grösse, als es z. B. bei den Salpen der Fall

ist (Textfig. 164 *D*). Noch vor dem Erscheinen von Zellen treten bei den Embryonen mancher Ascidien in dem Cellulosemantel feine Fäserchen und Fibrillen auf, die meines Erachtens mit den bereits oben (p. 228 u. fg.) beschriebenen Einlagerungen der Grundsubstanz des entwickelten Cellulosemantelgewebes identisch sind und als Bindegewebsfäserchen gedeutet werden müssen. Diese könnten demnach bei Ascidienembryonen ganz unabhängig von zelligen Elementen frei in der homogenen Grundsubstanz sich bilden, denn ich habe dafür keine Anhaltspuncte gefunden, dass etwa die Bindegewebsfibrillen aus den Fortsätzen der Ektodermzellen (Secretfäden) hervorgehen möchten.

Ueber die Auswanderung der Mesenchymzellen und deren Umbildung zu Mantelzellen sind schon oben (p. 221 u. fg.) einige Bemerkungen vorgebracht worden. Die in Textfig. 164 gezeichneten Querschnitte durch die Leibeswand von einem Embryo und einer Larve der *Clavelina* zeigen, in welcher Weise verschiedene Mesodermzellen sich in das Epithel einbohren, dieses durchwandern und an der Aussenseite wieder austreten. Zumeist scheint die Wanderzelle an jeder beliebigen Stelle in eine Ektodermzelle direct eintreten zu können, seltener sucht sie die Grenze zwischen zwei benachbarten Epithelzellen auf. Vorübergehend ruht sie ganz intracellulär, ähnlich wie ein einzelliger Parasit, im Ektodermelement, dessen Kern gelegentlich etwas seitwärts verschiebend. Es kommt vor, dass solche Mesenchymzellen, die sich bereits an der Innenseite des Ektoderms festgesetzt haben und im Begriffe stehen, in dieses einzuwandern, doch noch wieder vom Blutstrom — wenn es sich um Larven handelt, deren Herz schon functionirt — ergriffen werden und in der primären Leibeshöhle verbleiben. Bei solchen Zellen, die aber bereits ganz in das Ektoderm übergetreten sind, scheint eine Rückwanderung nicht mehr erfolgen zu können.

Inwieweit sich die Mesodermzellen, nachdem sie zu Mantelzellen geworden sind, an der Bildung und Ausscheidung der cellulosehaltigen Zwischensubstanz betheiligen, lässt sich durch directe Beobachtung nur sehr schwer feststellen. Ich glaube aber, dass sie in dieser Beziehung nicht ohne jede Bedeutung sind, wenngleich zeitlebens an der Basis des Cellulosemantels auch die Ektodermzellen Mantelsubstanz auszuscheiden scheinen. Sollten aber auch die Mantelzellen als Bildner der Cellulosegrundsubstanz nur eine ganz untergeordnete oder selbst gar keine Wichtigkeit haben, so kommt ihnen doch in anderer Richtung eine hohe physiologische Bedeutung zu, die bereits oben (p. 261 u. fg.) eingehender erörtert worden ist.

Ich darf nicht unterlassen, an dieser Stelle noch im Besonderen auf das Verhalten der jungen Anlage des Cellulosemantels gegenüber den Testazellen hinzuweisen. Zwischen dem Hautepithel des Embryos und dem Follikel liegen stets die Testazellen in grösserer oder geringerer Anzahl und wechselnder Vertheilung. Wenn der Embryo sich vergrössert und der Cellulosemantel sich verdickt, dehnt sich zwar auch das Follikel-

epithel aus, aber doch zumeist nicht hinreichend genug, um den Testazellen noch eine allseitig freie Lage im Zwischenraum zu gestatten; vielmehr werden diese, häufig unter Formveränderungen, an den Cellulosemantel dicht angedrückt. Es kommt oft nicht nur zu einer äusseren Verklebung, sondern gelegentlich werden die Testazellen auch in die Mantelgrundsubstanz hineingepresst und zum Theil von dieser umwachsen. Selbst nach Sprengung des Follikels haften dem Cellulosemantel der freischwimmenden Larve noch Testazellen an (*Molgula nana*, *Ciona intestinalis*). Ich glaube, dass dieses Verhalten mit die Veranlassung war, eine Betheiligung der Testazellen bei der Bildung des Mantels anzunehmen, möchte aber meinen, dass die Testazellen stets, auch wenn sie recht fest in der oberflächlichsten Mantelschicht zu sitzen scheinen, später abgescheuert oder resorbirt werden und als lebendige Zellen weiterhin sich nicht erhalten. Das Abstossen der nur lose dem Mantel aufsitzenden Zellen lässt sich oft deutlich erkennen und ebenso die Bedeutungslosigkeit der zahlreichen, frei in den grösseren Lückenräumen zwischen Embryo und Follikel schwimmenden Testazellen für die Mantelbildung.

Die Darstellung, die ich hier von der Entstehung des äusseren Cellulosemantels gegeben habe, wird nicht von allen Beobachtern, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, als die richtige anerkannt. So hat Julin (1892) unmittelbar nach dem Erscheinen der Untersuchung Kowalevsky's diese nur theilweise bestätigen können. Er fand nämlich, dass bei *Styelopsis grossularia* nur die roth pigmentirten Zellen des Cellulosemantels eingewanderte Mesenchymzellen sind, während die farblosen aus dem ektodermalen Hautepithel abstammen. Entsprechend diesem doppelten Ursprung soll auch die Function der Mantelzellen eine verschiedene sein. Wahrscheinlich treten nur die rothen Mesenchymzellen später als Phagocyten (vergl. p. 263) in Thätigkeit, während die farblosen ektodermalen Zellen nur dazu dienen dürften, die cellulosehaltige Zwischensubstanz für den sich vergrössernden Mantel in der postembryonalen Entwickelungszeit zu liefern. Julin nimmt demnach einen vermittelnden Standpunct ein zwischen der älteren Auffassung, nach der der gesammte Cellulosemantel in allen seinen Theilen ektodermal sein sollte, und der Ansicht Kowalevsky's, der zufolge alle Mantelzellen mesodermalen Ursprungs sind.

Im schroffen Gegensatz zu allen neueren Beobachtungen stehen die ausführlichen Angaben Salensky's; sie führen im Wesentlichen wieder auf jene alte Lehre zurück, die vor mehr als 30 Jahren allgemein anerkannt, dann aber wieder allgemein verlassen war, und die die Testazellen, die zwischen Follikel und Eizelle liegenden Elemente, als die Mantelbildner ansah. Salensky's Untersuchungen beziehen sich auf *Distaplia magnilarva* (1892), *Diplosoma Listeri* (1894) und *Didemnum niveum* (1895), ergaben aber in jedem Fall ein etwas anderes Ergebniss.

Bei *Distaplia* scheiden die dem Embryo oberflächlich anliegenden Testazellen (Kalymmocyten Salensky's) die cellulosehaltige Grund-

substanz des Mantels aus, während sie selbst sich allmählich verändern und zu blasigen, wabigen oder in anderer Weise gestalteten Mantelzellen werden. Erst auf einem späteren Stadium wandern auch Mesenchymzellen aus dem prägastralen Mesoderm in den bereits zellenerfüllten Cellulosemantel ein. Das Ektodermepithel flacht sich allmählich immer mehr ab und hat, wie es scheint, gar keinen oder doch höchstens nur einen ganz untergeordneten Antheil am Aufbau des Cellulosemantels.

Auch bei *Diplosoma Listeri* sollen es die Testazellen sein, die die homogene, zuerst flüssige und von einer äusseren Membran begrenzte, später resistentere Grundsubstanz des Cellulosemantels absondern und sich selbst zu Mantelzellen umgestalten. Noch auf ziemlich vorgerückten Stadien sah Salensky den Mantel ausschliesslich von diesen Kalymmocyten gebildet; er hält aber die Möglichkeit für nicht ausgeschlossen, dass auf späteren postembryonalen Stadien auch noch Mesenchymzellen durch das Ektoderm hindurchtreten könnten. Eine Betheiligung des Ektodermepithels am Aufbau des Mantelgewebes scheint auch hier nicht stattzufinden.

Wieder anders soll sich die Bildung des Cellulosemantels bei *Didemnum niveum* vollziehen. Salensky unterscheidet im Mantel dieser Ascidie zwei Partien, eine äussere und eine innere. Die äussere entsteht zuerst und enthält die sogenannten Wabenzellen (Hohl- oder Blasenzellen); sie wird ganz und gar von den Testazellen gebildet, die die Zwischensubstanz ausscheiden und zu den vacuolisirten Mantelzellen sich umwandeln. Die innere Schicht tritt erst in älteren Embryonen auf; sie ist faserig und wird vom ektodermalen Hautepithel gebildet. Einzelne Elemente lösen sich aus dem Epithelverband und werden zu den amöboiden Wanderzellen der tieferen Mantelschicht. Darnach scheint es, dass Salensky bei *Didemnum* jede Betheiligung des Mesoderms an der Bildung des Cellulosemantels für ausgeschlossen hält.

Der äussere Cellulosemantel erreicht bereits auf dem Stadium der freischwimmenden Larve eine so bedeutende Dicke, dass er die Gestalt der Larve zuweilen in erheblicher Weise mit bestimmt.

Im Rumpfabschnitt umhüllt er das Hautepithel allseitig als eine vollständige Schicht. So zieht er auch über die Mundbucht, über die beiden Cloakaleinstülpungen oder über die Ingestionsöffnung, wo diese bereits entstanden ist, hinweg, und nirgends öffnet sich daher eine der inneren Körperhöhlen direct nach aussen. In die Mundbucht kann die Celluloseschicht sich sogar verhältnissmässig tief einsenken und sie ganz erfüllen. Im Bereich des Haftfortsatzes ist sie stets so mächtig, dass gewöhnlich weder der Fortsatz noch dessen Haftpapillen, noch die übrigen Ektodermerhebungen äusserlich hervortreten, sondern alle gleichmässig vom äusseren Mantel umschlossen werden. Der gesammte Rumpf erscheint dann, wie schon oben (p. 778) bemerkt wurde, kugelähnlich oder eiförmig (vgl. Textfigur 163).

Hat einmal der Cellulosemantel der Larve diesen bedeutenden Umfang im Rumpftheil erlangt, so erscheinen auch die Mantelzellen nicht mehr in der ursprünglichen Form und Beschaffenheit, in der sie das Ektodermepithel durchwandert haben, sondern sie sind bereits in der Differenzirung zu den verschiedenartigen Elementen, die das ausgebildete Gewebe besitzt, mehr oder minder weit vorgeschritten. Ebenso zeigt sich in der cellulosehaltigen Zwischensubstanz zuweilen bereits eine recht deutliche fibrilläre Structur.

Im Schwanzabschnitt bedingt, soviel mir bekannt, bei allen Ascidienlarven das schon oben (p. 786) erwähnte stärkere Wachsthum der Cellulosemantelsubstanz in der Medianebene eine flossenförmige Gestalt des Ruderorgans. An den Seitenwänden des cylindrischen Ektodermrohres bildet sich in der Regel nur eine äusserst dünne Celluloseschicht aus, die zumeist der Mantelzellen ganz entbehrt, während der mediane Flossenkamm um ein Vielfaches höher ist und Zellen führt (Fig. 5, Taf. XXVIII; Textfig. 173 *A*, p. 825). Es zeigt also der Larvenschwanz ein ganz verschiedenes Aussehen, je nachdem man ihn von rechts und links oder von der dorsalen und ventralen Seite aus betrachtet (vgl. p. 778).

Bei seitlicher Ansicht des Schwanzes zeigen viele Larvenarten eine charakteristische Streifung der Cellulosemantelsubstanz, und namentlich in gefärbten Präparaten tritt die Zeichnung, die lebhaft an das Aussehen der Flossenstrahlen homocerker Fische erinnert, deutlich hervor. Bereits Giard und Reichert haben diese Bildungen bei einer Anzahl Larven beobachtet und abgebildet. Oft ist die Streifung auf den hintersten Theil des Ruderorgans beschränkt, oder wenigstens nur an dieser Stelle besonders deutlich ausgeprägt, während sie nach vorn zu bald undeutlicher wird und endlich ganz aufhört (*Clavelina*, Fig. 4, Taf. XXVIII). Indessen bestehen in Bezug auf die Ausdehnung der Streifen nach vorn nicht unerhebliche individuelle Verschiedenheiten. Schärfer ausgeprägt als bei *Clavelina* erscheinen diese Bildungen bei *Perophora* (Textfig. 172 *A*) und vielen anderen; und bei *Botryllus violaceus*, *Heterocarpa glomerata* (Textfig. 163 *F*) u. s. w. finden sie sich im ganzen Bereich des Schwanzes, auch in seinem vordersten Theil, unmittelbar hinter dem Rumpf.

Die oben erwähnten Abbildungen geben eine deutliche Vorstellung von dem Verlauf der einzelnen Streifen oder Strahlen. Im hintersten Abschnitt divergiren sie deutlich nach aussen zu. Die in der Hauptaxe oder dieser nahe liegenden hintersten Streifen sind die längsten, nach vorn zu werden sie auf der ventralen und dorsalen Seite zunächt immer kürzer und bleiben dann, von einer bestimmten Stelle an, nahezu gleich lang, indem sie auch einen parallelen Verlauf einhalten. Zumeist verlieren sich die äusseren Strahlenenden, ohne den äussersten Rand des Flossensaums ganz zu erreichen; dann erscheint der periphere Mantelsaum von der Streifung frei. Doch gewinnen zuweilen auch viele, bei *Heterocarpa*, wie es scheint, alle Streifen eine so bedeutende Länge, dass

sie den ganzen Cellulosemantel durchsetzen. Die inneren Enden der Strahlen reichen in der Mehrzahl der Fälle bis zum Ektodermepithel, und hier erscheinen sie oft ein wenig verdickt.

Zumeist verlaufen die Streifen nicht ganz gradlinig, sondern schwach bogenförmig gekrümmt. Die concaven Seiten sind bei einer Larvenart fast immer in gleichmässiger Weise entweder nach vorn oder hinten gerichtet. Bei *Botryllus* sind nach Reichert die hintersten Streifen ziemlich fein, alle vorderen aber ausserordentlich stark und in Form und Länge untereinander selbst wieder sehr verschieden.

Was den Ursprung der Streifung anbelangt, so kann ich nur Reichert beistimmen, wenn er sagt, dass die Regelmässigkeit und Beständigkeit der Erscheinung unzweifelhaft beweise, dass von einer zufälligen Faltenbildung in der Flosse nicht die Rede sein könne. Auch mir scheinen die Bilder auf eine strahlenartige Anordnung einer Substanz im Cellulosemantel hinzuweisen. Dass diese Substanz sich chemisch wesentlich von den benachbarten Zonen unterscheiden möchte, kann ich kaum annehmen; vielleicht besteht der Unterschied lediglich in einer festeren Consistenz der cellulosehaltigen Grundsubstanz im Bereiche dieser Strahlen. Die intensivere Färbung in Carminlösungen lässt diese Annahme wenigstens nicht unwahrscheinlich erscheinen. Trifft diese Deutung zu, dann hätten die Strahlen im Ruderorgan der Ascidienlarven eine ähnliche physiologische Bedeutung wie etwa die Flossenstrahlen der Fische, nämlich die, der rudernden Flosse eine grössere Festigkeit und Widerstandsfähigkeit zu verleihen.

c. Das Nervenrohr und die Sinnesorgane.

Das primäre Nervenrohr, das sich uns auf dem zuletzt beschriebenen Stadium (p. 754 fg.) als eine allseitig geschlossene, vorn kolbenförmig erweiterte, hinten stark verjüngte Röhre darstellte, erfährt während der späteren Embryonalzeit und während des freien Larvenlebens eine wesentliche Weiterbildung. Die Entwickelung vollzieht sich im vorderen und hinteren Körperabschnitt in einer durchaus verschiedenen Weise, oder besser gesagt, sie schreitet im Schwanzabschnitt kaum merklich weiter, führt aber im Rumpf zur Sonderung einer Reihe neuer Organe aus der bisher einschichtigen Röhrenwandung. Die Veränderungen im Vordertheil des Nervenrohres beginnen damit, dass eine Spaltung des kolbenförmig erweiterten Abschnittes in die Anlagen der Sinnesblase und der Flimmergrube eintritt. In der Sinnesblase entwickeln sich sehr frühzeitig die Sinnesorgane: ein Auge und ein statisches Organ, das früher als Gehörorgan aufgefasst wurde. Gelegentlich habe ich bei *Clavelina lepadiformis* und *Clavelina Rissoana* zwei Statolithenzellen bemerkt, und nach Lahille sollen beide Sinnesorgane bei *Clavelina nana* in der Zweizahl auftreten. Andererseits findet sich aber auch bei manchen Ascidienlarven nur ein einziger Sinneskörper vor, der nach der Metamorphose nicht immer schwindet, sondern persistiren kann (vergl. den folgenden 6. Abschnitt).

Dicht hinter der Sinnesblase differenzirt sich aus der Wand des Mittelstückes des Neuralrohrs das sogenannte Rumpfganglion. Der Hinterabschnitt des Medullarrohres fällt ganz in den Bereich des Ruderschwanzes und scheint niemals discrete gangliöse Anschwellungen zu bilden. Während des freischwimmenden Stadiums steht das Nervensystem auf seiner höchsten Ausbildungsstufe, und es sinkt von dieser herab, sobald die freischwimmende Larve sich festheftet.

1. **Die Bildung der Sinnesblase und der Flimmergrube.** Noch Seeliger und Van Beneden und Julin waren der Ansicht, dass die Flimmergrube unabhängig vom Medullarrohr und dessen Derivaten als eine selbstständige Ausstülpung des vordersten, dem Munde benachbarten Darmabschnittes entstehe. Ich hatte diesen vordersten Darmtheil dem Kiemendarm zugerechnet und als entodermal betrachtet, weil ich gelegentlich noch vor dem Auftreten der Mundöffnung die Flimmergrube mit dem Darm im Zusammenhang stehen sah.

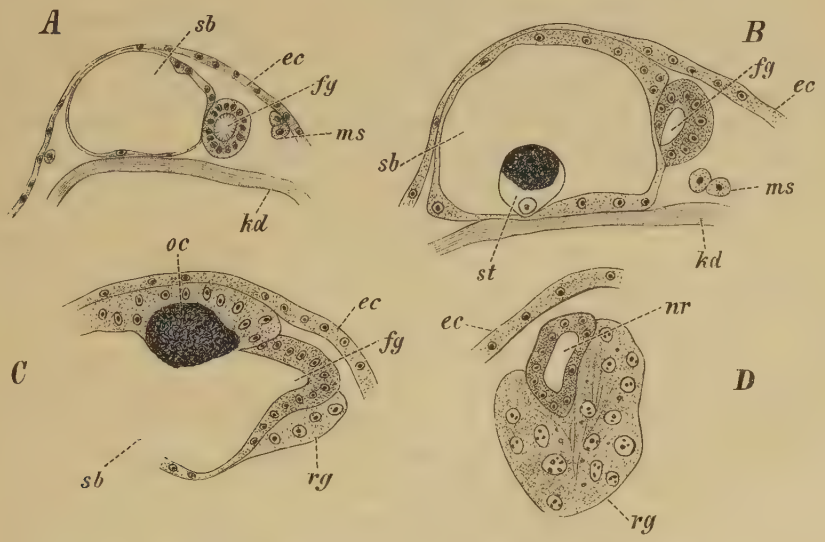
Diese Thatsache erklärt sich jetzt freilich in ganz anderer Weise. Denn wie nunmehr feststeht, bildet sich die Flimmergrube vom vorderen Abschnitt des Medullarrohres aus und öffnet sich erst nachträglich in den Kiemendarm oder in die Mundbucht. Zu diesem Ergebniss waren ziemlich gleichzeitig und zum Theil auch unabhängig voneinander eine Anzahl Beobachter gelangt. Bereits Lahille (1887) und Sheldon (1887) hatten auf die innigen Beziehungen hingewiesen, die von allem Anfang an zwischen Nervenrohr und Flimmergrube bestehen, eingehender und befriedigender sind aber erst die Angaben Willey's (1892 u. 1893) und Hjorts' (1892, 1896). Ich selbst hatte schon einige Jahre vor dem Erscheinen der zuletzt erwähnten Publicationen die Untersuchung der Embryonalentwickelung der Ascidien zum zweiten Mal in Angriff genommen und einige Capitel, darunter auch die Entwickelung des Nervensystems, bereits zum Abschluss gebracht. Von einer Veröffentlichung meiner Funde sah ich in Rücksicht auf die inzwischen erschienenen Arbeiten anderer Autoren ab. Die Abbildungen aber, die ich hier als Textfiguren und auf den Tafeln XXVII—XXXII vorlege, stammen zum grössten Theil aus der Zeit, als ich jene früheren Untersuchungen anstellte.

Die Spaltung des vorderen Abschnitts des Medullarrohres in die links gelegene Flimmergrube (Neurohypophysial-Canal) und die rechts gelagerte Sinnesblase erfolgt bei *Clavelina* verhältnissmässig früh, ziemlich lange bevor der Embryo zum Ausschlüpfen bereit ist. Kaum merklich später dürfte sie bei *Phallusia mammillata* eintreten, da nach Kowalevsky bereits in älteren Embryonen die Oeffnung der Flimmergrube in die Mundhöhle deutlich erkennbar ist*). Bei *Ascidia mentula* beginnt

*) Anm. Ich glaube mit Willey, dass Kowalevsky im Irrthum ist, wenn er die Sinnesblase selbst und nicht die bereits differenzirte Flimmergrube durch einen Porus mit der Mundhöhle in Verbindung stehen lässt. Der neben der Sinnesblase verlaufende Flimmergrubencanal lässt sich nur in Schnittserien deutlich erkennen, und diese hatte Kowalevsky nicht hergestellt.

die Sonderung der Flimmergrube erst auf dem letzten Embryonalstadium, kurz vor der Sprengung des Follikels, und bei *Ciona intestinalis* erst in der freischwimmenden Larve. Abgesehen von diesen zeitlichen Unterschieden bestehen auch in der Art und Weise, wie die räumliche Sonderung der Flimmergrube sich vollzieht, Verschiedenheiten. Diese betreffen aber meines Erachtens nur unwesentliche Einzelheiten, die hier alle be-

Fig. 165.



Vier Querschnitte durch die Region der Sinnesblase einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve.

A = Schnitt durch die vorderste Region. $^{267}/_{1}$. *B* = Der dritte Schnitt weiter hinten. *C* = Der neunte Schnitt. *D* = Der elfte Schnitt. $^{393}/_{1}$.

ec = Ektodermepithel; *fg* = Flimmergrube; *kd* = Kiemendarmwand; *ms* = Mesenchymzellen; *nr* = Nervenrohr; *oc* = Auge; *rg* = Rumpfganglion; *sb* = Sinnesblase; *st* = sogenannter Otolith, statisches Organ.

sonders hervorzuheben, mir nicht nothwendig zu sein scheint. Wenn z. B. bei *Ciona* die Flimmergrube resp. der Flimmergrubencanal sich zunächst als ein feines Lumen in der verdickten linken Wand des vorderen Medullarrohres bemerklich macht (Willey), so halte ich das nur für eine cenogenetische Erscheinung einer ursprünglichen Längsspaltung. Eine solche findet sich noch jetzt bei den Embryonen der *Clavelina*. Wenn die erste Andeutung der Längstheilung als eine seichte, annähernd median verlaufende Einschnürung sich zeigt, sind stets, bei *Clavelina* und allen anderen Ascidien, bereits die beiden Sinnesorgane im Medullarrohr zu erkennen (Fig. 6 u. 7, Taf. XXX). Es lässt sich daher bis zu einem gewissen Grade vertheidigen, wenn man den ganzen erweiterten Vorderabschnitt des Nervenrohres, wie es Willey thut, als „Sinnesblase" bezeichnet und dann die Flimmergrube durch Abspaltung von dieser aus gebildet werden lässt. Für zweckmässiger halte ich es aber allerdings,

die Benennung „Sinnesblase“ auf das rechtsseitige, die Sinnesorgane führende Gebilde zu beschränken, das durch die Längsspaltung des Medullarrohres zur Sonderung gelangt.

Indem die oben erwähnte mediane Einschnürung immer weiter vorschreitet, kommt es, und zwar zunächst nur auf einer sehr kleinen Strecke, zu einer vollkommenen Zweitheilung des Medullarrohres: links liegt der Flimmergrubencanal, rechts die Sinnesblase. Diese Lagebeziehungen dürften zumeist vorkommen, und ich habe immer nur sie angetroffen. Nach Lahille (1890) scheint allerdings auch eine umgekehrte Lagerung gelegentlich sich zu finden. Hinten vereinigen sich wieder die Lumina beider Organe und setzen sich in das primäre Nervenrohr fort. Dieses letztere Verhalten besteht auch noch auf viel vorgerückteren Stadien und lässt sich auch in der freischwimmenden Larve zumeist ganz leicht feststellen, wenn die Flimmergrube sich bedeutend verlängert hat und vorn in den Kiemendarm durchgebrochen ist (vergl. Textfig. 165, wo in *C* der Uebergang der Flimmergrube in die Sinnesblase zu sehen ist). Die endgültige Sonderung in diese beiden Theile erfolgt also nur sehr allmählich, und gleichzeitig erlangen beide eine höhere Ausbildungsstufe.

a. Die Entwickelung der Sinnesblase und der Sinnesorgane vollzieht sich bei allen Ascidien im Wesentlichen in der gleichen Weise, und die Verschiedenheiten scheinen sich nur auf weniger bedeutende histologische Einzelheiten zu beziehen. Wenn manche Angaben der verschiedenen Autoren weitgehendere und wichtige Differenzen zeigen, so erklärt sich das zum Theil aus den Schwierigkeiten, die sich der Untersuchung entgegenstellen, und die da und dort Irrthümer veranlasst haben.

Die Wandungen der Sinnesblase waren auf dem ersten Stadium, wenn die Flimmergrube eben erst sich abzuschnüren begann, fast noch durchaus gleichartig beschaffen. Nur die wenigen Zellen, aus denen später die beiden Sinnesorgane entstehen, verhalten sich schon jetzt verschieden; die übrigen Elemente sind zumeist ziemlich hoch cylindrisch und prismatisch, genau entsprechend der ansehnlichen Dicke der Wand. Im weiteren Entwicklungsverlauf verhalten sich die verschiedenen Regionen der Sinnesblase verschieden.

Im vordersten Abschnitt scheint sich die Wandung stets ziemlich gleichmässig zu verdünnen. Während die Zahl der Zellen hier kaum zunimmt, flachen sich die einzelnen Elemente ausserordentlich stark ab und zwar besonders an der äusseren rechten, dem Ektoderm benachbarten Seiten. Die Kerne rücken weit voneinander ab, und über grössere Strecken erscheint das zarte Epithel im Querschnitt wie eine feine, homogene Membran. Nur an der der Flimmergrube benachbarten Wand sind die Zellen etwas dicker (Textfig. 165 *A*). Es ist schon oben (p. 784) bemerkt worden, dass über dem verdünnten Theil der Sinnesblasenwand auch das Hautepithel membranartig fein ist, und es werden

daher Lichtstrahlen, die hier eintreten, von ihrer Intensität weniger verlieren als an den anderen Stellen, an denen sie dickere Gewebsschichten zu durchsetzen haben. Es ist leicht einzusehen, dass die Strahlen, die von vorn und dorsal auf die verdünnten Stellen der Haut und Sinnesblase fallen, weiterhin auch genau das Sehorgan treffen müssen, ohne einen erheblichen Widerstand zu finden.

Im mittleren und hinteren Theil der Sinnesblase ist die histologische Differenzirung der Wandung eine reichere und mannigfaltigere, schon deshalb, weil hier die Sinnesorgane sich ausbilden. Die rechte äussere Wand stellt auch weiter hinten noch ein ziemlich flaches Epithel dar, die ventrale und ganz besonders die dorsale verdicken sich im Bereiche der Sinnesorgane, und die linke erweist sich bei den verschiedenen Larvenarten verschieden, je nach dem Verhalten gegenüber der benachbarten Flimmergrube (Textfig. 165 u. 170; Fig. 8, Taf. XXX).

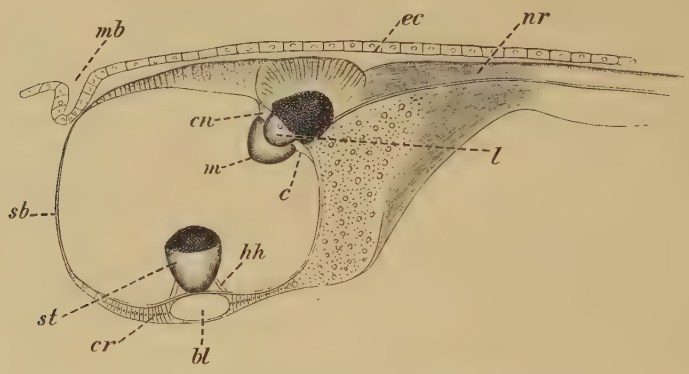
Das Lumen der Sinnesblase ist mit einer wasserklaren, ganz durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt.

Es scheint, dass das vermeintliche Gehörorgan bei allen Ascidienlarven an der Ventralwand der Sinnesblase liegt. Dieses Organ hat aber bestimmt nicht die Aufgabe, Schallwellen zu percipiren, sondern es stellt ein statisches Organ dar. Wie zuerst in überzeugender Weise Seeliger dargethan hat, besteht der wichtigste Theil dieses Gebildes aus einer in eigenartiger Weise umgebildeten Zelle, die früher Otolithenzelle genannt wurde, nunmehr aber als Statolithenzelle zu bezeichnen ist. Willey fand, dass bei *Ascidia mentula* das Auge und statische Organ aus einer Reihe dicht hintereinander liegender Pigmentzellen der Dorsalwand des vorderen Nervenrohrabschnittes hervorgehen: die vorderste wird zur Statolithenzelle, die hinteren bilden das Sehorgan. Sehr bald aber rücken die beiden ursprünglich dicht benachbarten Organe auseinander: das statische Organ gelangt auf die Ventralseite, das Auge bleibt dorsal liegen, verschiebt sich aber zumeist mehr oder weniger weit nach rechts hin. Die Verschiebung der Statolithenzelle ist nicht eine Folge activer Wanderung dieser Zelle, sondern hat ihren Grund darin, dass sich die Sinnesblasenwand an dieser Stelle zu einer feinen, structurlosen Lamelle verdünnt und so bedeutend ausdehnt, dass dadurch die Sinneszelle eine vollständige Lageveränderung erfährt. Ob, wie Willey angiebt, bei den Larven der *Ascidia mentula* zwischen dem statischen und dem Seh-Organ in der That nur eine kernlose Membran sich ausbreitet, habe ich nicht untersucht; bei *Clavelina* und andern liegt an dieser Stelle ein flaches, kernhaltiges Epithel.

Die Umwandlung der vordersten Pigmentzelle zum statischen Organ vollzieht sich ganz allmählich während der eben erwähnten Lageveränderungen und ist im entwickelten Embryo, der zum Ausschlüpfen bereit ist, stets zum Abschluss gelangt. Die junge Statolithenzelle unterscheidet sich von den benachbarten, zum Sehorgan werdenden Pigmentzellen sehr früh dadurch, dass sie sich erstens über diese erhebt und

in das Lumen des Medullarrohres oder der Sinnesblase weiter hineinragt und zweitens weniger zahlreiche, aber viel gröbere Pigmentkörner enthält. Diese ballen sich zu einem mächtigen dunkelbraunen oder schwarzen Klumpen zusammen, der den freien Zelltheil vollkommen erfüllt, während am gegenüberliegenden Ende der grosse Kern liegt. Die Statolithenzelle nimmt eine ausgeprägt birnförmige Gestalt an und steckt

Fig. 166.



Die Region der Sinnesblase einer freischwimmenden Larve von *Ascidia mentula*. Circa $^{1150}/_{1}$. (Nach Kupffer.)
bl = Blase in der Crista acustica; *c* = Innere Cuticula der Sinnesblase; *cn* = Ringcanal um die Linse; *cr* = Crista acustica Kupffer's; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *hh* = Hörhaare; *l* = Linse; *m* = Meniscus über der Linse; *mb* = Mundbucht; *nr* = Nervenrohr; *sb* = Sinnesblase; *st* = Statolithenzelle.

mit dem stark zugespitzten Ende im Epithelverband der Sinnesblase. Ich habe die benachbarten Zellen bei *Clavelina* stets ziemlich flach angetroffen (Textfig. 165*B*), Kupffer aber fand hier bei *Ascidia mentula* sehr zahlreiche und feine stäbchenförmige Elemente zu einer „Crista acustica" angeordnet. In der Mitte dieser, unter der Statolithenzelle, sah er eine mit Flüssigkeit erfüllte Blase; über die Crista aber — und das ist von besonderer Wichtigkeit — erheben sich „Hörhaare", die die im labilen Gleichgewicht befindliche Statolithenzelle tragen helfen (Textfig. 166). Bei mehreren *Clavelina*-Larven habe ich zwei dicht benachbarte Statolithenzellen statt der normaler Weise nur in der Einzahl vorkommenden angetroffen (Fig. 8 u. 9, Taf. XXX). Beide Zelle standen ein wenig schräg auf der Sinnesblasenwand.

Dass das eben beschriebene Organ nicht als ein Gehörapparat zu deuten ist, sondern als ein statisches Organ functionirt, ist oben bereits angedeutet worden. Dass die Ascidienlarven durch Schallwellen erregt werden könnten, ist meines Wissens bisher nicht nachgewiesen worden. Der Vortheil, den ein Gehörorgan den Larven bieten würde, könnte nur ein äusserst geringer sein; die hohe Bedeutung eines statischen Organs aber,

das dem schwimmenden Thiere die Richtung anzeigt, in der die Schwerkraft wirkt, liegt auf der Hand. Jede veränderte Stellung der Larve gegenüber der Senkrechten wird dazu führen müssen, dass die Statolithenzelle an immer andere „Hörhaare" anschlägt und daher bald diese, bald jene der benachbarten Sinneszellen reizt. Dadurch werden im nervösen Centralorgan stets wechselnde Empfindungen hervorgerufen werden können. Es ist aber auch sehr wohl denkbar, dass bei Reizungen verschiedener Zellen der Sinnesblase lediglich auf reflectorischem Wege, ohne dass Empfindungen im Larvengehirn überhaupt hervorgerufen werden, immer auch verschiedene Muskelzellen oder -Zellengruppen in Thätigkeit versetzt werden, und zwar gerade die Muskeln, deren Contractionen die augenblicklich erforderliche Correctur der Stellung der Larve im Wasser herbeiführen.

Noch weniger genau untersucht als der feinere Bau des statischen Organs ist der des Larvenauges. Ein eingehendes Studium der Sinnesorgane verschiedener Ascidienlarven darf überhaupt als eine lohnende Aufgabe bezeichnet werden. Im Gegensatz zum statischen Organ entsteht das Auge aus einer grösseren Zahl pigmentirter Zellen. Die einzelnen Phasen der Umbildung sind ganz unzureichend bekannt. Ich hatte früher angenommen, dass die Linse aus einer Zelle entstehe, die sich aus dem epithelialen Verband gelöst hätte und in das Lumen eingetreten sei. Eine genaue Nachuntersuchung habe ich zwar nicht mehr vorgenommen, aber ich glaube jetzt doch, dass, wie Kowalevsky angab, mehrere Zellen, vielleicht drei, an der Linsenbildung sich betheiligen. Salensky (1895) findet zwar auch drei „Linsenzellen", glaubt aber, dass nur eine den „Linsenkörper" ausscheidet.

Die Wand der Sinnesblase ist da, wo sie das Sehorgan bildet, sehr bedeutend verdickt, scheint aber dennoch im ganzen Bereich der Retina einschichtig zu bleiben. Salensky unterscheidet eine besondere Falte der Sinnesblasenwand und nennt sie Chorioidealfalte; sie soll später die als Chorioidea bezeichnete Schicht des Auges bilden. Die ansehnlich hohen Zellen der Retina sind nicht alle gleichartig beschaffen, und zwischen grossen pyramiden- oder kegelähnlichen sah ich andere Elemente, die einen stäbchenförmigen Fortsatz besassen und als eigentliche Sehzellen oder Stäbchenzellen zu bezeichnen sein dürften (Fig. 9*A*, Taf. XXX). Ueber das Verhalten des Pigments gegenüber diesen Elementen enthalte ich mich jeder bestimmten Angabe. Festgestellt ist nur, dass die Zellen der Retina mit ihren verjüngten Enden sich in die pigmentirte Region hineinsenken und diese radiär umstellen, und darnach möchte es scheinen, dass die Spitzen aller Retinazellen Pigment führen.

Der lichtbrechende Apparat, der weit in das Lumen der Sinnesblase vorspringt, besteht nach Kupffer aus der Linse und dem diese überdeckenden Meniscus. Die stark convex gekrümmte Meniscuswand soll sich in eine Cuticula fortsetzen, die die ganze Innenseite der Sinnesblase

auskleidet. Doch habe ich eine solche Cuticula nie wahrgenommen, und daher dürfte wohl auch der Kupffer'sche Ringcanal fehlen, der die Linse umkreisen soll (Textfig. 166). Nach Kupffer bestünden hier ganz ähnliche Beziehungen wie zwischen der Zonula Zinnii und der Linse des Wirbelthierauges; der Meniscus wird durch diese Zonula fixirt. Nach hinten zu geht das Sinnesepithel des Auges ziemlich unvermittelt in das Dorsalepithel des Nervenrohres über.

Eine Besonderheit bietet die Sinnesblase der *Molgula*-Larven. Bei *Molgula ampulloides* fand P. J. Van Beneden (1846) nur einen Pigmentfleck in der Sinnesblase, den er als Auge deutete. Selys-Longchamps und Damas haben die Anwesenheit nur eines Pigmentkörpers bei dieser *Molgula* bestätigt und das gleiche Verhalten bei *M. echinosiphonica* und einer *Ctenicella*-Larve angetroffen; sie sind aber der Ansicht, dass es sich um einen Otolithen handelt. Auch Kupffer (1875) hat in den Larven der *Molgula nana* nur ein Sinnesorgan, nämlich den Otolithen, beobachtet.

b. Die ersten Stadien der Entwickelung der Flimmergrube (Neurohypophysialcanal) aus dem Vorderabschnitt des Medullarrohres sind bereits weiter oben (p. 792) beschrieben worden, und bei wenigen freischwimmenden Larve schreitet die Ausbildung des Organs wesentlich weiter vor. Da, wo die Flimmergrube verhältnissmässig früh, bereits im Embryo, sich anlegt, erlangt sie in der Larve insofern eine höhere Ausbildungsstufe als sie eine complicirtere Form annimmt und vorn in den vordersten Darmabschnitt durchbricht. Schon während der Abspaltung von der Sinnesblase war die Flimmergrubenanlage vorn etwas umfangreicher als hinten. Der Gegensatz zwischen diesen beiden Abschnitten verschärft sich sehr bald, indem vorn ein erweitertes Trichterstück entsteht, das hinten in einen ziemlich engen Canal ausläuft.

Das vordere Trichterstück entwickelt an seiner inneren Fläche ein ziemlich gleichmässiges Wimperkleid, das sich auch in den vorderen Canaltheil hinein fortsetzt. Aus dem Trichter geht die Flimmergrube im engeren Sinne des Wortes hervor, die in geringer Entfernung hinter dem Mund in den Kiemendarm durchbricht. Wie ich schon oben (p. 792, Anmerkung) betont habe, scheint mir dafür kein Beweis erbracht zu sein, dass jemals die Sinnesblase in den Darm sich öffnet, und ebensowenig dürfte dies das Vorderende des Medullarrohres thun, bevor es sich in die Sinnesblase und die Flimmergrubenanlage (Neurohypophysialcanal) gespalten hat. Die Perforation erfolgt also als eine Neubildung frühestens erst in den letzten Embryonalstadien, oft erst bei der freischwimmenden oder auch schon festsitzenden Larve. Dass dem noch blind geschlossenen Vorderende der Flimmergrube vielleicht eine kleine Ausstülpung der Darmwand entgegenwächst, scheint mir durchaus wahrscheinlich, und diese letztere würde dann den stark bewimperten Rand der Oeffnungsstelle bilden. Dass aber, wie Willey angiebt, das ganze Trichterstück, die eigentliche Flimmergrube, aus dieser Ausstülpung hervorgeht, halte

ich für ausgeschlossen, und ich vermisse auch in Willey's Untersuchung den Beweis dafür. Demnach bietet auch die ontogenetische Entwickelung der Ascidien keine Stütze für die Behauptung Willey's, dass die Flimmergrube dem drüsigen, von der Mundbucht aus entstandenen Theil der Hypophysis der Vertebraten zu homologisiren sei, während der hintere Flimmergrubencanal und die aus ihm entstandene Neuraldrüse der Ascidien dem Infundibulum oder dem „Processus infundibuli" des Vertebratengehirns entspricht.

Von grosser Wichtigkeit, auch schon in Rücksicht auf die eben erwähnten Homologisirungen, ist es, festzustellen, in welchen Theil des Kiemen-Darm-Apparates die Flimmergrube sich öffnet. Die meisten neueren Untersucher schliessen sich durchaus Kowalevsky an und bezeichnen diesen Darmabschnitt als Stomodäum, indem sie ihn aus einer ektodermalen Einstülpung des Hautepithels hervorgehen lassen. Da zumeist die Mundbucht in den vordersten Kiemendarmtheil bereits durchgebrochen ist, wenn die Oeffnung der Flimmergrube zu erkennen ist, lässt sich eine sichere Entscheidung nicht gewinnen, und man muss sich begnügen, festzustellen, dass ungefähr da, wo das ektodermale Stomodäum in den entodermalen Kiemendarm übergeht, auch die Flimmergrube mündet. Da ich aber in einigen Fällen bei älteren *Clavelina*-Embryonen die Mundbucht noch blind geschlossen und etwa so fand, wie es Kupffer für *Ascidia mentula* abgebildet hat (vergl. Textfig. 166), während die Flimmergrubenöffnung schon vorhanden war, bin ich geneigt, diese letztere der Präbranchialzone des Kiemendarms zuzuzählen. Ob damit ein für alle Ascidien gültiges Verhalten gekennzeichnet ist, wage ich nicht festzustellen.

Wäre das der Fall, so erschiene von vornherein eine Auffassung widerlegt, die Willey vertreten hat. Die Beobachtungen haben zwar mit einer sonst nur seltenen Uebereinstimmung gezeigt, dass der Neuroporus am vorderen Medullarrohrende immer schon lange Zeit bevor der Durchbruch der Flimmergrube erfolgt, sich geschlossen hat. Willey aber ist der Ansicht, dass dieser Verschluss nur ein vorübergehender und gleichsam nur scheinbarer sei. Bei der Bildung der Mundbucht senke sich die ursprüngliche Oeffnungsstelle mit in die Tiefe, und der alte Neuroporus sei identisch mit der Durchbruchsstelle des Neurohypophysialcanals in das Stomodäum. Bestünden auch nur bei einer Ascidie Neuroporus und Flimmergrubenöffnung gleichzeitig nebeneinander, so wäre diese Auffassung unmöglich; es erscheint aber ausnahmslos die letztere erst geraume Zeit nach dem Schwund des ersteren. Wenn aber der Neuroporus sich schliesst, trennt sich die Vorderwand des Medullarrohres völlig vom Hautepithel ab und bleibt mit diesem nicht verwachsen, und überdies ist der Neurohypophysialcanal insofern auch eine Neubildung, als er sich selbstständig verlängert und dadurch vorn zur Verwachsung und Communication mit dem vordersten Kiemendarmabschnitt oder vielleicht auch mit dem Stomodäum gelangt. An die Basis dieses letzteren, dort-

hin, wo die Flimmergrube verwächst und durchbricht, müsste gerade die Region des Hautepithels gelangt sein, welche in einem früheren Stadium den Neuroporus umgrenzte, und das ist bisher durch die Beobachtung nicht erwiesen. Darnach ist also die Auffassung, dass der Neuroporus der Ascidienembryonen nicht vollständig schwinde, sondern in einem späteren Stadium wieder erscheine, um als Verbindung zwischen Flimmergrube und Kiemendarm zu persistiren, weit davon entfernt, durch die ontogenetischen Thatsachen bereits fest begründet zu sein. Daraus ergiebt sich auch ohne Weiteres die lediglich hypothetische Bedeutung der folgenden Behauptungen Willey's: Die Flimmergrube der Ascidien entspricht der Flimmergrube oder der Kölliker'schen Geruchsgrube des *Amphioxus*, weil beide Organe durch den ursprünglichen Neuroporus mit dem Nervenrohr in Verbindung stehen. Schon Ganin hatte eine ähnliche Ansicht vertreten, während Hatschek die Ascidienflimmergrube mit dem Wimperorgan (praeoral pit) des *Amphioxus* homologisirte, die Flimmergrube oder die Geruchsgrube dieses letzteren aber der Neuraldrüse der Ascidien verglich. Wenn man ferner bedenkt, dass Davidoff, im Anschluss an Beobachtungen und Deutungen Kupffer's, die Vertebratenhypophysis mit dem Ascidienmund homologisirt, so wird man vielleicht, im Hinblick auf diese sich direct widersprechenden Deutungen, sich zum Zweifel geneigt fühlen, ob so specielle Homologien zwischen Tunicaten und Vertebraten überhaupt bestehen.

Der hintere Theil der Flimmergrubenanlage oder des Neurohypophysialcanals wird zum Flimmergrubencanal des entwickelten Organs. Er streckt sich in die Länge und behält ein feines Lumen, dessen Durchmesser zumeist von der Dicke der Wandung übertroffen wird (Textfig. 165 *A* u. *B*). Ich habe stets in der freischwimmenden Larve, in der die Sinnesblase auf der Höhe ihrer Ausbildung steht, das Hinterende des Canals in weitem Zusammenhang mit der Sinnesblase gesehen (Textfig. 165 *C*), wenngleich die Art und Weise der Vereinigung gewisse Verschiedenheiten aufweisen. Wenn später, nach der Festsetzung, die Sinnesblase mit den Sinnesorganen sich rückbilden, schliesst sich die Oeffnung; die mediale Wand des Flimmergrubencanals wird vollständig, und dieser geht direct in das hintere Nervenrohr über.

Ungefähr an der Stelle, an welcher der Flimmergrubencanal in die Sinnesblase übergeht, entsteht durch Wucherung der Canalwand das definitive Ganglion. Es mag vielleicht häufiger vorkommen, dass die Ganglionbildung schon bei den freischwimmenden Larven anhebt oder sogar, wie es bei *Distaplia* nach Salensky (1893) der Fall ist, ein sehr hohes Stadium erreicht, indem vom Gehirnganglion zahlreiche periphere Nerven ausstrahlen. Sicher aber ist das kein allgemein gültiges Verhalten, und in der Regel beginnt die Gehirnbildung erst dann, wenn nach der Festsetzung der Larve die Rückbildung der Sinnesblase sich einleitet oder bereits weit vorgeschritten ist. Daher wird die Bildung des Ganglions erst im folgenden Abschnitt behandelt werden, ebenso wie die Entstehung der Neuraldrüse.

2. **Das Mittelstück des Medullarrohres.** Hinter der Verbindungsstelle des Neurohypophysialcanals mit der Sinnesblase beginnt das Mittel- oder Visceralstück des Medullarrohres und reicht ungefähr bis zum Ende des Rumpfabschnitts, wo es allmählich und ohne scharfe Grenze in das caudale Nervenrohr übergeht. Wo die Chorda sich ziemlich weit in den Rumpf vorschiebt, liegt das Hinterende des Mittelstücks noch im Bereich des vordersten Chordaabschnitts. Nur in jüngeren Embryonalstadien, etwa bis zur Zeit des Verschlusses des Neuroporus, ist das Medullarrohr in diesem mittleren Bereich durchaus einschichtig. Später erfolgt eine lebhafte Kern- und Zelltheilung an der ventralen, dem Kiemendarm benachbarten Wand, so dass diese mehrschichtig und sehr bedeutend verdickt erscheint. Die an der Ventralwand proliferirenden Kerne und Zellen differenziren sich sehr rasch in eigenartiger Weise. Die Kerne zeichnen sich durch eine bedeutende Grösse aus und erinnern im ruhenden Zustand an Keimbläschen (Fig. 2, Taf. XXX). In älteren Embryonen und freischwimmenden Larven ist der Unterschied zu den Wandzellen des Nervenrohres besonders auffallend (Fig. 4 und 10, Taf. XXX). Die durch Wucherung der Ventralwand entstandene Zellgruppe bildet das Rumpfganglion, in welchem zahlreiche Ganglienzellen und besonders central und in der Längsrichtung verlaufende feine Nervenfasern zu unterscheiden sind (Textfig. 165*D*). Auch Kupffer hat in diesem Rumpfabschnitt des Nervenrohres Längsfibrillen beobachtet, giebt aber irrthümlicher Weise an, dass sie an der Aussenseite verlaufen, während die Zellen central gelegen seien (vergl. Textfig. 167, p. 804).

Kowalevsky hat zuerst das Rumpfganglion, wenn auch nicht ganz zutreffend, beschrieben und nahm an, dass es bei *Phallusia mammillata* fast in seiner ganzen Ausdehnung dorsal der Chorda aufliegt. Van Beneden und Julin sind dagegen der Ansicht, dass es bei *Clavelina*-Embryonen, sowie die ganze Mittelpartie des Medullarrohres (région viscérale du myencéphale), durchaus vor der Chorda liegt. Ich kann diese letztere Angabe nicht ganz bestätigen, denn ich habe bei Embryonen, die auf dem in Fig. 2, Taf. XXX, abgebildeten Stadium standen, zu wiederholten Malen das Vorderende der Chorda ventral vom Rumpfganglion gesehen, und auch in dem alten, in Fig. 3, Taf. XXVIII, abgebildeten Embryo reicht die Chorda so weit nach vorn, dass fast das ganze Mittelstück des Medullarrohres mit dem ganzen Rumpfganglion in ihrem Bereich liegt. In den freischwimmenden Larven hat sich das Vorderende der Chorda etwas mehr nach hinten zu verschoben und wird höchstens noch auf einer ganz kleinen Strecke vom Hinterende des Rumpfganglions dorsal bedeckt. Dass in dieser Beziehung individuelle Verschiedenheiten vorkommen, lehrt eine Vergleichung von Textfig. 162 (p. 775) mit Fig. 4, Taf. XXVIII.

Van Beneden und Julin haben im Mittelstück (région viscérale) des Medullarrohres einen vorderen und einen hinteren Abschnitt unterschieden, obwohl eine scharfe Sonderung dieser beiden Partien nicht be-

steht. Auch im vorderen Abschnitt entwickelt sich das Rumpfganglion und schiebt sich zuweilen soweit vor, dass es bis in die Region der Sinnesblase hineinreicht (Textfig. 165*C*). Kupffer hat dieses Vorderende des Rumpfganglions der Sinnesblase selbst zugerechnet und als „Gehirnganglion" bezeichnet. Bei der freischwimmenden Larve der *Ascidia mentula* konnte Kupffer in diesem zwei Partien unterscheiden, die er „mittleres" und „unteres Hirnganglion" genannt hat. Die dorsal vom „mittleren Hirnganglion" gelegenen Zellen der Sinnesblasenwand verwandeln sich sämmtlich in die pelluciden prismatischen Elemente der Retina, die in radiärer Anordnung das Augenpigment umgeben und wohl zumeist als Sehzellen zu bezeichnen sein dürften (Textfig. 167). Die beiden Hirnganglien dagegen bestehen lediglich aus Ganglienzellen, und Kupffer macht auf gewisse histologische Verschiedenheiten aufmerksam, die sich im mittleren und unteren Theil vorfinden. Nur im mittleren vermochte er nämlich die Zellgrenzen wahrzunehmen, während im unteren die grossen Kerne in einer gemeinsamen, gleichmässig fein punctirt erscheinenden Grundsubstanz liegen. Wenn auch ich die Grenzen der Ganglienzellen zumeist nicht erkannte, glaube ich das auf unzureichende Conservirung zurückführen zu müssen.

Das Rumpfganglion der freischwimmenden *Distaplia*-Larve scheint nach Lahille aus einem vorderen und hinteren Abschnitt zu bestehen, die beide ziemlich weit voneinander entfernt und daher scharf gesondert sind. Allerdings ist Lahille's Darstellung nicht klar genug, um entscheiden zu können, ob das vordere Ganglion in der That der Vorderabschnitt des Rumpfganglions ist und dem larvalen „Gehinganglion" Kupffer's entspricht, oder ob es sich hierbei um das definitive Ganglion handelt, das eine besonders frühzeitige Ausbildung erfahren hat. Nach den Untersuchungen von Salensky (1893) und Hjort (1896) darf man als nahezu gewiss ansehen, dass bereits die freischwimmende *Distaplia*-Larve das definitive Ganglion entwickelt hat. Ganz vorn neben diesem zeichnet Salensky das Rumpfganglion und die Sinnesblase. Lahille sah an dieser Stelle ausser dem fraglichen Ganglion nur die Sinnesblase, wohl aber fand er weiter hinten, unmittelbar vor dem Vorderende der Chorda, ein gangliöses Gebilde, das dem Rumpfganglion entsprechen sollte. Lahille homologisirt dieses hintere Ganglion, es bleibe unerörtert, ob mit Recht, dem ersten grossen Caudalganglion der Appendicularien, das allerdings stets vollständig im Schwanzabschnitt gelegen ist und niemals in den Rumpf hineinreicht.

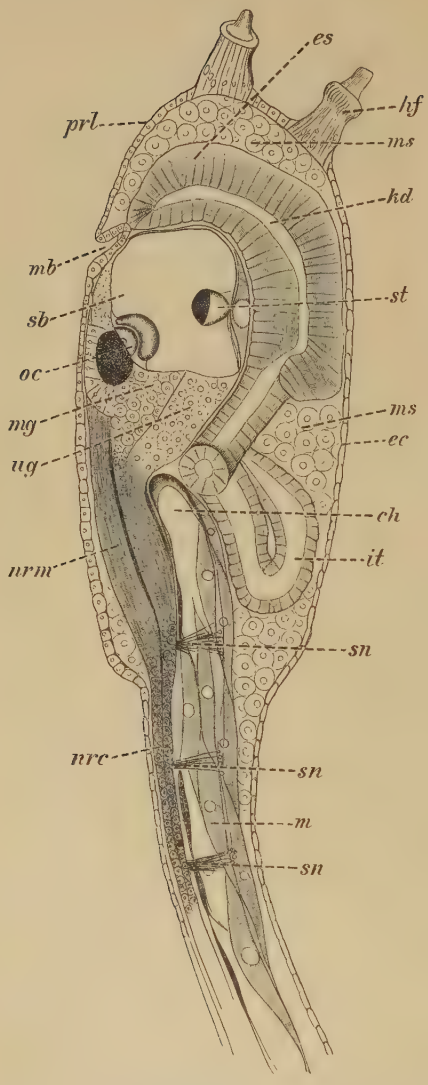
Das Rumpfganglion hat überall nur eine transitorische Bedeutung und schwindet, nachdem die Larve sich festgesetzt und die rückschreitende Metamorphose begonnen hat. Aus der dorsal über dem Ganglion gelegenen epithelialen Wand des Mittelstücks des Medullarrohres aber geht, wie im folgenden Abschnitt dargethan ist, der Ganglienzellstrang der ausgebildeten Form hervor (vergl. p. 293).

3. **Das caudale Nervenrohr.** Im ganzen Bereich des Ruderschwanzes bleibt das Nervenrohr einschichtig Das Lumen wird nach hinten zu immer feiner und kann endlich ganz fehlen, weil die inneren Zellenden der ursprünglichen Röhrenwandung in der Mitte sich berühren. Da während der Gesammtverlängerung des Ruderorgans Zelltheilungen im Caudalrohr nur sehr spärlich erfolgen, ergiebt sich in manchen Fällen eine recht bedeutende Längsstreckung der das Nervenrohr zusammensetzenden Elemente. Während im Mittelstück des Medullarrohres die Zellvermehrung so bedeutend war, dass nicht nur das Rumpfganglion sich bilden, sondern auch die epitheliale Röhrenwand — im Querschnitt betrachtet — aus einer viel grösseren Zahl Zellen sich zusammensetzen konnte, als auf jüngeren embryonalen Stadien (vergl. Textfig. 165*D*, p. 791), erscheint das Schwanznervenrohr der freischwimmenden Larve im Querschnitt höchstens in der gleichen Zellzahl wie im jungen Embryo. Infolge von Zellverschiebungen bei der bedeutenden Längsstreckung dürfte vielleicht in manchen Fällen die Zahl noch geringer werden, und ich konnte häufig auch bei *Clavelina* nur drei Zellen erkennen (Fig. 5, Taf. XXVIII), während im Embryo mindesten vier vorhanden sind.

Nervenfibrillen finden sich nur im vordersten Abschnitt des Caudalrohres. Ich deute sie als die hintersten Ausläufer des dem Mittelstück zugehörenden Fasersystems, wenngleich ich damit nicht in Abrede stellen will, dass auch die dem Schwanzrohr selbst zuzuzählenden Zellen gelegentlich Fibrillen ausscheiden. Unzutreffend aber dürfte es in allen Fällen sein, wenn Kupffer diese Fibrillen — so wie er es auch im Rumpfabschnitt gesehen zu haben meinte — peripher an der äusseren Oberfläche des Nervenrohres gelegen glaubt.

Schon dieser Irrthum Kupffer's muss uns zur Vorsicht mahnen, einer weiteren Beobachtung dieses Forschers über den feineren Bau des Nervensystems im Ruderschwanz der Ascidienlarven die wichtige Bedeutung beizumessen, die ihr, vielleicht von der Mehrzahl der Leser, thatsächlich bereits zuerkannt worden ist. Es handelt sich um die Angabe Kupffer's, dass im Schwanzabschnitt Spinalnerven auftreten, „die in regelmässigen Abständen voneinander vom Rückenmark entspringen und jedenfalls an die Muskeln treten, ob auch an die Epidermis, liess sich nicht constatiren. Mit aller nur wünschenswerthen Schärfe habe ich drei Paare gesehen, das erste Paar an der Grenze von Rumpf- und Schwanztheil des Markes, die folgenden ungefähr in Abständen von der Länge einer Muskelplatte dahinter. . . Es sind nicht rundliche Stränge, sondern flache Fibrillenbündel, mit den charakteristischen feinen Pünctchen besetzt. Die Fibrillen sind gedrängter am Marke und gehen weiterhin fächerförmig auseinander. Es treten mehrere Fibrillen zu je einer Muskelzelle. An der Stelle, wo sie die Muskelzelle treffen, sieht man auf der Oberfläche der letzteren deutlich mehrere kleine Kreise". Diese werden als die Kerne eines Nervenendorgans gedeutet.

Fig. 167.



Larve der *Ascidia mentula*, von rechts gesehen. (Nach Kupffer.) Ca. $^{600}/_{1}$. Der äussere Cellulosemantel ist nicht eingezeichnet worden.

ch = Chorda; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *es* = Endostyl; *hf* = Haftfortsätze; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *m* = Muskelzellen des Ruderschwanzes; *mb* = Mundbucht; *mg* = Mittleres Hirnganglion; *ms* = Mesenchym; *nrc* = Caudales Nervenrohr; *nrm* = Mittleres oder viscerales Nervenrohr; *oc* = Auge; *prl* = Präorallappen; *sb* = Sinnesblase; *sn* = Die 3 Paar „Spinalnerven"; *st* = Statolith; *ug* = Unteres oder ventrales Hirnganglion. Wegen der Details der Sinnesorgane sehe man Textfig. 166, p. 796.

Diese Angaben Kupffer's haben Viele für ausreichend erachtet, um nunmehr als erwiesen anzunehmen, dass der Ruderschwanz der Ascidienlarven segmentirt sei. Ich habe die betreffende Abbildung, die Kupffer gegeben hat, als Textfig. 167 hersetzen lassen, um dem Leser vorzuführen, auf einer wie mangelhaften Grundlage diese Ansicht beruht. Zunächst muss betont werden, dass nur drei Fibrillenbündel beobachtet wurden, die stets durchaus im vorderen Schwanzabschnitt liegen, und nur in diesem wäre also eine Neuromerie zu erkennen. Zutreffend ist, dass das mittlere Faserbündel vom vorderen ungefähr, aber nicht genau, so weit entfernt ist wie vom hinteren; aber es ist doch besonders wichtig, dass den Fibrillenbündeln keine gangliösen Anschwellungen im Caudalrohr entsprechen. Segmental angeordnete Ganglien wurden überhaupt nicht beobachtet. Die gesammte „Segmentirung" des Schwanznervensystems würde demnach in dem Auftreten von drei Paaren peripheren Nerven bestehen. Dass ein so langer und mächtiger Nervenstrang wie das Caudalrohr periphere Nerven aussenden muss, wenn er überhaupt Bedeutung haben soll, ist eigentlich selbstverständlich, und die „Segmentirung" würde also darauf beruhen, dass die wenigen abgehenden Nervenfaserbündel nicht gerade in auffallend ungleichmässiger Vertheilung auftreten.

Ich habe aber Bedenken, ob die von Kupffer beschriebenen

„Spinalnerven" überhaupt nervöse Gebilde sind. Auffallend ist es immerhin, dass nur ein Paar Secunden lang, im Moment des Todes der Larve, die Nervenfibrillen scharf und bestimmt hervortreten sollen. Wichtiger aber ist es, dass sonst die Nervenästchen der Ascidien als im Querschnitt rundliche Stränge und nicht als flache Fibrillenbänder entspringen. Erwägt man ferner, dass Kupffer die Nervenfibrillen im Rumpfganglion und Anfangstheil des Caudalrohres peripher und nicht, wie es der Fall ist, central verlaufen sah, so wird man wohl meinen Zweifel, ob Kupffer überhaupt Spinalnerven aufgefunden hat, gerechtfertigt finden müssen.

d. Die Peribranchialräume und die Cloake.

Kaum eine andere Frage aus der Entwickelungsgeschichte der Ascidien ist so häufig und eingehend erörtert worden, wie die nach der Entstehung der Peribranchialräume und der Cloake im Embryo. Nachdem zuerst Kowalevsky darauf aufmerksam gemacht hatte, dass die Wandungen dieser Höhlungen im Embryo in einer ganz anderen Weise sich entwickeln als in den Knospen, lag es nahe, den Versuch zu unternehmen, die beiden verschiedenen Entwickelungsweisen auf einander zurückzuführen und nur als Modificationen eines ursprünglichen Typus zu erweisen. Selbst eine nur wenig eingehende Untersuchung der Knospungsvorgänge musste sofort überzeugen, dass die Peribranchialräume in den jungen Knospen als Entodermdivertikel entstehen, während die schwieriger zu verfolgenden Vorgänge während der Embryonalentwickelung es nicht gestatteten, bei einer flüchtigeren Untersuchung zu einem sicheren Ergebniss sofort zu gelangen. Es musste daher von vornherein sehr wahrscheinlich sein, dass bei der Beobachtung der Peribranchialbildung im Embryo ein Irrthum untergelaufen sei, und dass auch hier, wie in der Knospe, das Entoderm die gesammten Wandungen aufbaut. Als aber bald die genaueren Untersuchungen einerseits lehrten, dass eine so umfangreiche Betheiligung des Entoderms bei der Bildung der Peribranchialräume im Embryo nicht vorhanden sein könne, andererseits aber doch auch nicht sofort deutlich erkennen liessen, dass die ganzen Wände aus dem Ektoderm stammen, hielt man es am wahrscheinlichsten, dass beide primären Keimblätter die embryonalen Peribranchialräume begrenzen. Es ist für die gesammte Keimblätterlehre von grosser Bedeutung, ob in der Embryonalentwickelung bei der Bildung des Peribranchialraums das Entoderm sich betheiligt oder nicht. Liesse sich ein entodermaler Antheil nachweisen, so würde dadurch eine befriedigende Erklärung der Gegensätze in der Embryonal- und Knospenentwickelung gewonnen sein. Es wäre ganz gut zu verstehen, dass in der ungeschlechtlich entstehenden Generation die Bedeutung des äusseren Keimblatts im Verhältniss zu der des inneren bei der Peribranchialbildung zurückträte und nur noch die unmittelbare Umgebung der Egestionsöffnung vom

Ektoderm geliefert würde, und die Entwickelungsvorgänge im Embryo und in der Knospe erschienen damit nicht mehr als fundamental entgegengesetzt. Dieser vermittelnde Standpunct hat sich aber nicht festhalten lassen, und es bestehen in der That zwischen der Knospung und Embryonalentwickelung die wesentlichen Gegensätze, die Van Beneden und Julin als undenkbar hinstellten und als eine Erschütterung der Grundlagen der Keimblätterlehre bezeichneten.

I. Die verschiedenen Ansichten über die Entstehung der Peribranchialräume in Ascidienembryonen, die früher geäussert wurden und zum Theil auch gegenwärtig noch von manchen Forschern vertreten werden, weichen nach drei Richtungen auseinander. Metschnikoff (1868) behauptete, dass zwei Cloakalbläschen sich frühzeitig vom Entoderm abschnüren und dann zu einem einheitlichen Peribranchialraum verschmelzen. Auch Pizon (1892) hat einen entodermalen Ursprung der gesammten Peribranchial- und Cloakenhöhlen bei *Botryllus* und *Botrylloides* behauptet und scheint daran bis auf den heutigen Tag festzuhalten. Es sollen aber die beiden entodermalen Peribranchialanlagen nicht völlig getrennt entstehen, sondern von allem Anfang an in der Medianebene dorsal miteinander verbunden sein.

Im schärfsten Gegensatz dazu liess Kowalevsky (1871) die zwei Cloakalbläschen, die die Peribranchialräume und Cloake bilden, durch Einstülpungen vom Ektoderm aus entstehen, und im Wesentlichen wurde das von Seeliger (1884, 1893), Willey (1893), Salensky (1895) und manchen Anderen bestätigt, so dass ich die Frage als in diesem Sinne erledigt ansehen möchte. Allerdings will ich nicht verkennen, dass eine Nachuntersuchung gerade der Objecte, mit denen sich Pizon beschäftigt hat, ein dringendes Bedürfniss ist, denn bei Botrylliden ist die ektodermale Herkunft der Peribranchialräume bisher in einer überzeugenden Weise nicht dargethan worden. Zuweilen treten übrigens nicht zwei seitliche, sondern nur eine mediane, dorsale Peribranchialeinstülpung auf.*)

Die dritte vermittelnde Auffassung haben Van Beneden und Julin in mehrfach modificirter Weise vertreten, und es ist daher unzutreffend, wenn diese Forscher, wie es häufiger geschehen ist, so genannt werden, als ob sie zuerst die ektodermale Herkunft der Peribranchialwände sicher nachgewiesen hätten. In ihrer ersten Mittheilung (1884), in der die beweisenden Ausführungen allerdings erst in Aussicht gestellt werden, behaupten sie, dass die Wände des Peribranchialraums zum grössten Theil entodermal seien. Die beiden ektodermalen Cloakalbläschen sollen sich nämlich nur sehr wenig vertiefen, zwei ento-

*) Die Entstehung der gesammten Peribranchialräume und der Cloake aus einer unpaaren dorsalen Ektodermeinstülpung behauptet neuerdings Julin für *Molgula occulta*, *Lithonephria* und *Styelopsis*, und es scheint, dass diese Bildungsweise bei Molguliden (und Cynthien?) ziemlich allgemein verbreitet ist. Sie findet sich auch in der directen Entwickelung der *Anurella*.

dermale Ausstülpungen des Kiemendarms dagegen sich von diesem ablösen und ihn dorsal und seitlich vollkommen umwachsen, indem sie zu den Peribranchialräumen werden. In einer folgenden Abhandlung (1884) hat diese Auffassung insofern eine Aenderung erfahren, als nunmehr die äussere Peribranchialwand als ektodermal, die innere als entodermal in Anspruch genommen wird. Allerdings ist nicht zu erkennen, worauf dieser veränderte Standpunct der beiden Autoren sich stützt, denn neues Beweismaterial wird nicht vorgelegt. In einer dritten Arbeit endlich (1886) halten die belgischen Forscher zwar an dem Auftreten von paarigen entodermalen Peribranchialausstülpungen fest, sind aber jetzt zweifelhaft, ob sich diese vom Kiemendarm vollständig abtrennen, oder ob die Stellen, an welchen die Ausstülpungen erfolgten, zu zwei bleibenden Kiemenspalten würden. Auch die Grenzen des ektodermalen und entodermalen Antheils in den Peribranchialwänden sind sie nicht mehr in der Lage, sicher anzugeben.

Ich kann an meiner früheren Darstellung (1893) von der Entstehung der Peribranchialräume bei *Clavelina* durchaus festhalten. Hier bilden sich die beiden Peribranchialeinstülpungen, Kowalevsky's Cloakalbläschen, sehr früh im Embryo, lange bevor dieser zum Ausschlüpfen bereit ist; bei der *Ciona* dagegen entstehen sie, wie es scheint, viel später, auf dem letzten Embryonalstadium oder erst in der freischwimmenden Larve. Auch bei *Phallusia* und *Ascidia mentula* sind die Gruben auf dem freien Larvenstadium noch wenig umfangreich, während bei vielen Synascidien zu dieser Zeit bereits Peribranchialräume und Cloake wohl entwickelt und zahlreiche Kiemenspalten durchgebrochen sind (vergl. oben Textfig. 163, p. 783).

Bemerkenswerth sind gewisse individuelle Verschiedenheiten in der ersten Bildung der ektodermalen Einstülpungen bei *Clavelina*. Zwar liegen die Peribranchialgruben stets ziemlich dicht hinter dem vorderen, erweiterten Theil des embryonalen Medullarrohres und zwar nicht genau seitlich, sondern ein wenig dem Rücken genähert, aber sie treten nicht immer gleichzeitig und ganz symmetrisch auf. Bei der Triester Form fand ich fast ausnahmslos zuerst auf der linken Seite die Einstülpung gebildet, während in den Embryonen aus dem Pantano bei Messina und bei den Neapeler Thieren die Grübchen auf beiden Seiten ganz gleichzeitig auftreten, oder bald die linke, bald die rechte Einsenkung sich zuerst zeigt.

Die ektodermalen Peribranchialgrübchen vertiefen und vergrössern sich rasch zu umfangreicheren Taschen, die rechts und links vom Kiemendarm sich ausbreiten und durch feine Oeffnungen, die den alten Einstülpungsstellen entsprechen, jederseits nach aussen münden. Diese beiden Mündungen rücken immer weiter dorsalwärts, bis sie sich endlich in der Medianebene begegnen und zur unpaaren Egestionsöffnung vereinigen. Diese Vereinigung erfolgt bei den verschiedenen Arten und Gattungen zu verschiedenen Zeiten. Da, wo der Kiemendarm frühzeitig ein hohes

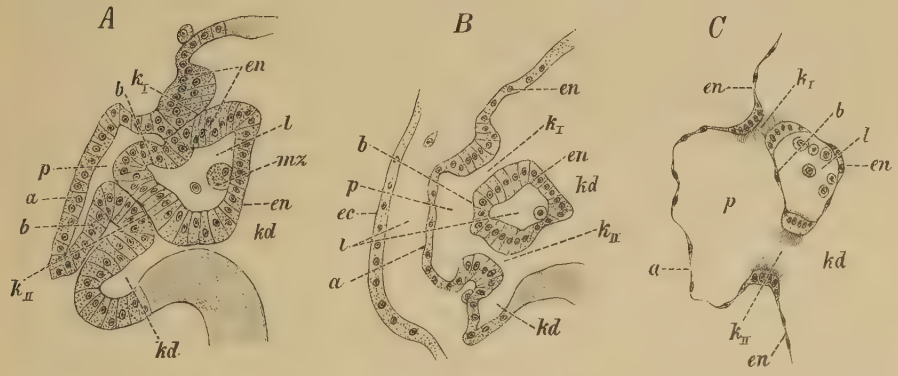
Entwickelungsstadium erreicht, ist auch bereits in der freischwimmenden Larve und oft auch schon in älteren Embryonen die Egestionsöffnung gebildet (vergl. die Abbildung in der Textfigur 163, p. 783), während in anderen Fällen zu diesen Zeitpuncten erst die Einstülpungen der beiden Peribranchialgruben aufzutreten beginnen. Beachtenswerth sind auch individuelle Unterschiede, die zuweilen recht bedeutend sein können. So fand ich z. B. zuweilen bei alten *Clavelina*-Embryonen die beiden Peribranchialeinstülpungen bereits dorsal vereinigt und durch eine einheitliche Egestionsöffnung nach aussen mündend (Fig. 4, Taf. XXX), während manchmal wieder freischwimmende Larven, deren Organisation in anderer Beziehung sich weiter fortgeschritten erwies, noch zwei besondere, weit voneinander entfernte Mündungsstellen der Peribranchialräume besassen (Fig. 10, Taf. XXX). Salensky lässt die beiden Peribranchialeinstülpungen bei *Didemnum* sich vollkommen vom Ektoderm abschnüren und die gemeinsame Egestionsöffnung erst viel später und unabhängig von den alten Einstülpungsstellen entstehen (vergl. p. 811).

Den beiden Peribranchialeinstülpungen wachsen Aussackungen des entodermalen Kiemendarms entgegen, und es scheint, dass diese letzteren mehrfach für die Anlagen der Peribranchialräume selbst gehalten worden sind. Sie werden aber später wieder ganz in den Kiemendarm einbezogen und bilden höchstens das ganze, die ersten Kiemenspalten umrahmende Flimmerepithel, niemals aber auch noch das Innenepithel des Peribranchialraumes. Bei *Clavelina*, *Ciona* und vielen anderen Ascidien verlöthen die ektodermalen Peribranchialtaschen mit den entodermalen Ausbuchtungen jederseits an zwei hintereinander gelegenen Stellen. Führt man Querschnitte, so zeigt daher ein Schnitt höchstens nur eine Verwachsungsstelle (Fig. 3, Taf. XXX). Da, wo die Verlöthungen der beiden Epithelien eintraten, entstehen später die ersten Kiemenspalten. Diese sowie alle anderen Stigmata bilden sich nicht etwa in der Art, dass eine Gruppe Zellen rückgebildet und abgestossen oder resorbirt würde, so dass an ihre Stelle eine Perforation träte, sondern inmitten des lebensfähigen und in reger Theilung begriffenen Gewebes, das gerade die Verwachsungsstellen kennzeichnet, bildet sich in Folge Auseinanderweichens der Zellen zunächst ein kaum wahrnehmbarer feiner Canal, der sich rasch erweitert, weil die ihn umgrenzenden Epithelien immer weiter zurückweichen. An den Verlöthungsstellen vereinigen sich das ektodermale und entodermale Epithel so innig, dass die ursprünglichen Grenzen beider sich meist nicht mehr feststellen lassen. Wenn dann die Kiemenspalte zum Durchbruch gelangt ist und wieder überall im Umkreise der Perforation ein einschichtiges Epithel sich ausbreitet, fehlt zumeist ein sicherer Anhalt für die Beurtheilung, bis wohin Ektoderm und Entoderm reichen. Dass das Entoderm sich wesentlich an der Bildung des Flimmer- oder Geisselepithels betheiligt, das die Spalten umgiebt, scheint mir gewiss zu sein; ob aber alle Geisselzellen entodermalen Ursprungs sind, ist zum mindesten zweifelhaft, obwohl es vielleicht nahe liegen dürfte, anzu-

nehmen, dass ein histologisch ganz gleichartiges Epithelstück auch nur aus einem Keimblatt entspringen möchte. Trotzdem habe ich Bilder von den ersten in Entwickelung begriffenen Spiraculis gesehen, die ziemlich sicher darauf hinzudeuten schienen, dass die an die Peribranchialhöhlen grenzenden Ränder des Flimmerepithels vom Ektoderm gebildet werden.

Bei *Clavelina*, und die meisten Monascidien scheinen sich ähnlich zu verhalten, verwächst, wie schon oben bemerkt wurde, jedes Peri-

Fig. 168.



Längsschnitte durch den rechten Peribranchialraum und die benachbarte Kiemendarmwand. $^{355}/_{1}$.

A Embryo von *Clavelina*. *B* Eben festgesetzte Larve der *Clavelina*. *C* Festgesetzte *Ciona*-Larve.

a = Aussenepithel des Peribranchialraums; *b* = Innenepithel; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *en* = Entoderm des Kiemendarms; k_I, k_{II} = vordere und hintere Kiemenspalte; *kd* = Kiemendarm; *l* = primäre Leibeshöhle; *mz* = Mesenchymzellen; *p* = Peribranchialraum.

branchialbläschen sofort an zwei Stellen mit dem Kiemendarmepithel, und die Folge ist, dass auf jeder Seite sich nahezu vollkommen gleichzeitig zwei Kiemenspalten entwickeln: eine vordere und eine hintere. Ich habe es zuerst bei *Clavelina*-Embryonen bemerkt, dass gleich anfangs die noch winzig feinen Kiemenperforationen nicht alle einen parallelen Verlauf haben, sondern infolge einer Knickung des Kiemendarms verlaufen das vordere und hintere Canälchen jeder Seite oft nahezu senkrecht zu einander. Auch noch auf viel älteren Stadien, wenn die Kiemenspalten viel grösser geworden sind, bleiben häufig diese Richtungen erhalten, und bei *Clavelina* zeigen alle Spalten der vorderen und hinteren Reihe diese Lage (Textfig. 168 *A*, *B*, *C*). Betrachtet man daher den jungen in Bildung begriffenen Kiemenkorb von einer Seite, so sieht man zumeist nur eine der beiden primären Spalten deutlich, während die andere sich leicht der Beobachtung entzieht. Das mag vielleicht zuweilen auch der Grund gewesen sein, dass manche Autoren jederseits nur eine primäre

Spalte und nicht gleich ein Spaltenpaar auftreten sahen. Doch ist kein Grund vorhanden, in allen Fällen einen Irrthum zu vermuthen, wenn die Anwesenheit nur einer Kiemenspalte auf jeder Seite behauptet wird. Nach Salensky (1895) müsste bei *Didemnum niveum* am Hinterende des Kiemendarms aus jedem seitlichen „primären Kiemenrohr" nur eine „primäre Kiemenspalte" sich bilden, und auch nach Julin (1899) entwickelt sich bei *Styelopsis* und vielleicht auch bei *Ciona* zunächst jederseits nur ein Spiraculum. Diese letzteren Angaben sind insofern von Bedeutung, weil sie uns zeigen, dass ein den Appendicularien vergleichbares Verhalten vorübergehend in der ontogenetischen Entwickelung der Ascidien auftritt (vergl. hier auch die an anderer Stelle, p. 375 u. fg., sowie später im 7. Abschnitt gegebene Darstellung).

In der Regel geht das Embryonalstadium, das nur ein einziges Spaltenpaar besitzt, sehr rasch vorüber, weil bald nach dem Durchbruch des ersten Paares ein zweites entsteht. Nur bei *Didemnum niveum* erfolgt nach der Bildung der beiden ersten Stigmen eine lange Pause, während der die Kiemenspalten sich nicht vermehren, die übrigen Organe aber in ihrer Entwickelung bedeutend fortschreiten (Salensky).

II. Bei den meisten Monascidien sind die beiden Peribranchialeinstülpungen noch vollständig voneinander getrennt, wenn bereits das freischwimmende Larvenstadium erreicht ist; die Larven der Synascidien haben aber grösstentheils mit der Bildung der dorsalen Cloakenhöhle begonnen und zeigen die beiden Peribranchialräume zu einer den Kiemendarm umschliessenden Höhlung verbunden. So findet man z. B. noch bei der festgesetzten *Ciona*-Larve, deren Ruderschwanz ganz rückgebildet ist, die äusseren Oeffnungen der beiden Peribranchialtaschen seitlich gelegen und stets von der Medianebene noch weit entfernt (Textfig. 84, p. 375), in der Art etwa, wie normaler Weise bei *Clavelina*-Embryonen, die noch innerhalb des Follikels ruhen. Auch bei *Molgula ampulloides* und vielen anderen sind die beiden Peribranchialeinstülpungen noch längere Zeit nach der Festsetzung der Larve vollständig voneinander getrennt und die Cloake unentwickelt. Die Entstehung dieses dorsalen Cloakenraumes ist in verschiedener Weise beschrieben worden.

Die Darstellung, die ich bereits vor 20 Jahren (1884) über die Cloakenbildung gegeben und später (1893) eingehender begründet habe, halte ich auch jetzt noch für die allein zutreffende. Sie ist bereits weiter oben in diesem Abschnitt berührt worden. Die Cloakenhöhle entsteht lediglich dadurch, dass die ursprünglich seitlich gelegenen Peribranchialeinstülpungen sich dorsalwärts ausdehnen und in der Medianebene vereinigen, indem die beiden äusseren Oeffnungen hier zur Bildung der unpaaren Egestionsöffnung zusammentreten (Fig. 4, Taf. XXX). Der Rand dieser setzt sich also aus einer rechten und linken Hälfte zusammen, die auf jüngeren Stadien weit voneinander entfernt waren und die ventralen Lippen der beiden Peribranchialeinstülpungen bildeten. Gewisse Eigen-

thümlichkeiten, die die Egestionsöffnung auszeichnen, lassen sich zuweilen schon auf dem frühen Stadium erkennen, wenn die beiden Peribranchialöffnungen noch getrennt bestehen. So legen sich die Sphinctermuskeln (*Ciona*, *Phallusia*) als zwei halbkreisförmige Bogen in weiter Entfernung voneinander an jeder Peribranchialeinstülpung gesondert an und rücken allmählich immer weiter dorsal gegen die Medianebene zu. Van Beneden und Julin (1884) sahen am Rande jeder Peribranchialeinstülpung drei Lappen und beobachteten, wie diese allmählich dorsalwärts wanderten und sich zum sechslappigen Kranz der Egestionsöffnung zusammenschlossen. Damit ist, so klar als es überhaupt nur gefordert werden kann, bewiesen, dass die alten Ränder der beiden getrennten Oeffnungen der Peribranchialeinstülpungen die Egestionsöffnung umgrenzen, und dass also die Cloake nicht durch eine neue, dritte Medianeinstülpung sich bildet. Dass später, wenn die Streckung der Region der Egestionsöffnung zu einem Sipho erfolgt, nachträglich noch Ektodermepithel sich einsenken kann, soll natürlich nicht in Abrede gestellt werden.

Salensky (1895) lässt bei *Diplosoma* und *Didemnum* die beiden ektodermalen Peribranchialeinstülpungen vollständig vom Hautepithel sich abtrennen und die Cloakalhöhle dadurch entstehen, dass die dorsalen Theile der beiden Peribranchialsäcke gegeneinander wachsen und zu einem Raum sich vereinigen. Dann erst soll hinter der Sinnesblase eine neue „cloakale Einstülpung" auftreten, die in die Cloakenhöhle durchbricht und die Egestionsöffnung sowie den äusseren Theil der Cloakalhöhle, die innere Auskleidung des Egestionssiphos, liefert.

Noch weiter als diese Angaben Salensky's entfernen sich die Van Beneden's und Julin's (1884) von meinen Befunden. Die belgischen Autoren lassen die mediane Vereinigung der beiden ektodermalen Peribranchialsäcke dadurch zu Stande kommen, dass eine neue, selbstständige Einsenkung der dorsalen Leibeswand erfolgt, in welche die Säckchen mit ihren beiden ursprünglichen Oeffnungen einmünden. Diese Medianeinstülpung bildet die Cloakenhöhle, und deren Wandung soll sich dadurch von den seitlichen Peribranchialwänden unterscheiden, dass sie nichts anderes sei, als der dorsale mediane Theil des ursprünglichen Hautepithels der Larve. Es besteht aber ein solcher Gegensatz zwischen dem medialen und den seitlichen Theilen nicht. Denn ebensowenig wie das Ektodermepithel in den seitlichen Peribranchialbläschen unverändert sich eingesenkt hat, ist das auch, nach Van Beneden's eigenen Angaben, in der Cloakalhöhle der Fall. Wäre der Boden der Cloakenhöhle das unveränderte Hautepithel, so müsste man erwarten, dass seine Zellen, so wie die der Haut, im Unterschiede zu denen der seitlichen Peribranchialräume einen äusseren Cellulosemantel bilden oder sich gleich anfangs mit einem solchen einsenken. Der Vorgang der Cloakenbildung, den Van Beneden und Julin in der ontogenetischen Entwickelung der Ascidien festgestellt zu haben glaubten, veranlasste diese Forscher

folgende Schlüsse zu ziehen: Den beiden Spiraculargängen der Appendicularien sind nur die beiden ektodermalen Peribranchialeinstülpungen der Ascidien zu vergleichen. Die Cloakalhöhle dieser letzteren ist eine Neubildung, die aus der ursprünglich dorsalen Medianpartie der ektodermalen Leibeswand der appendicularienähnlichen Vorfahrenform hervorgegangen ist. Dass aber bei *Clavelina* eine derartige selbstständige Cloakeneinsenkung nicht vorhanden ist, wurde oben nachgewiesen.

Pizon, der die beiden ektodermalen Peribranchialeinstülpungen nicht kennt, sondern paarige Entodermausstülpungen annimmt, lässt die Cloakenhöhle durch die dorsal-mediane Vereinigung dieser letzteren entstehen und demnach ganz vom Entoderm ausgekleidet sein. Nur die Randpartie der später sich bildenden Egestionsöffnung besteht aus ektodermalem Epithel.

e. Der Darmtractus.

1. Die Mundhöhle ist meist erst auf dem letzten Embryonalstadium oder in der freischwimmenden Larve fertig ausgebildet und in den Kiemendarm durchgebrochen. Sie ist stets nur seicht und tritt an Umfang gegenüber dem mächtigen Kiemendarm sehr zurück. Zwar hat Kupffer den Kiemendarm der Larve der *Ascidia mentula* noch ohne jeden Zusammenhang mit der Aussenwelt gezeichnet (vgl. Textfig. 166, p. 796 u. 167, p. 804), allein es ist nicht unwahrscheinlich, dass er die feine Verbindung mit der ektodermalen Mundbucht übersehen hat. Ich habe wenigstens bei keiner Larve mehr den Kiemendarm noch geschlossen gefunden. Trotzdem scheint mir aber niemals die Möglichkeit zu bestehen, dass die freischwimmende Larve feste Nahrungskörper von aussen her aufnimmt, denn über der Mundeinstülpung liegt stets die mehr oder minder dicke Schicht des äusseren Cellulosemantels, die den Mundeingang vollkommen verschliesst.

Die ektodermale Einstülpung der Mundbucht liegt unmittelbar vor dem Vorderende des Medullarrohres oder der Sinnesblase. Wie ich oben (p. 798) schon erwähnt habe, besteht niemals eine directe Verbindung zwischen der Sinnesblase und der Mundhöhle, wohl aber zwischen dieser und der Flimmergrube. Allerdings scheint häufig die Flimmergrubenöffnung etwas tiefer, bereits im Bereiche des entodermalen Kiemendarms zu liegen.

Das erste Auftreten der Mundbucht fällt in die spätere Embryonalzeit und dürfte wohl niemals stattfinden, bevor der Neuroporus sich geschlossen hat. Die Einstülpung erfolgt zwar ein wenig vor der Stelle, an der vorher der Neuroporus sich öffnete, allein es ist nicht ganz unwahrscheinlich, dass auch die Verschlussstelle des Ektoderms sich mit in die Tiefe senkt. Dafür aber, dass der alte Neuroporus mit der späteren Flimmergrubenöffnung identisch ist, fehlt, wie ich schon oben (p. 799) betont habe, jeder Beweis, und damit widerlegen sich gewisse

Ansichten über die morphologische Bedeutung und über die Homologie des Mundes der Ascidien (vergl. oben, p. 800).

2. Der Kiemendarm stellt auf dem freischwimmenden Larvenstadium ein verhältnissmässig sehr umfangreiches Organ dar, dessen Wandungen an allen Stellen ein einschichtiges Epithel bilden und einen grossen Hohlraum umschliessen. Schon auf dem im vorigen Abschnitt (p. 759 u. fg.) beschriebenen Stadium fanden wir ihn angelegt, wenn er freilich auch noch nicht an allen Stellen vollständig vom Mesenchym sich gesondert hatte, und dieses seitlich und zuweilen auch vorn (vgl. Textfig. 160, p. 765) noch fest mit der Anlage des Kiemen- oder Vorderdarms verwachsen sein konnte. Auf späteren Embryonalstadien hat wohl überall das Proliferiren von Mesenchymzellen aus dem Entoderm aufgehört, und der Kiemendarm gewinnt damit seine eigene selbstständige Wandung.

Die Gestalt des Kiemendarms, die Grösse seines Lumens, die Dicke seiner Wandungen wechseln während der letzten Embryonalperiode bei den verschiedenen Ascidien in .so mannigfacher Weise, dass es nicht lohnen könnte, weitere Einzelheiten hier aufzuführen. Es ist oben (p. 777) bereits bemerkt worden, dass der Kiemendarm der verschiedenen freischwimmenden Larven in seiner Entwickelung oft ausserordentlich verschieden weit vorgeschritten ist, und die Abbildungen in Textfig. 162, 163, 167, Fig. 1 u. 2, Taf. XXXII zeigen eine Reihe solcher Unterschiede, die keiner weiteren Erklärung bedürfen. Andererseits aber bietet die Entwickelung des Kiemendarms bei allen Embryonen oder Larven gewisse übereinstimmende Züge, die vornehmlich in dem Auftreten des Endostyls und der Kiemenspalten zum Ausdruck kommen.

Die Anlage des Endostyls zeigt sich wohl ausnahmslos spätestens bereits auf den letzten Embryonalstadien; bei vielen Synascidienembryonen, deren Kiemendarmentwickelung vorauseilt, ist das Organ fast in allen Theilen vollkommen ausgebildet, wenn der Follikel gesprengt wird. Die Bildung beginnt mit einer streifenförmigen Verdickung, die in der Medianebene verläuft und die spätere Ventralseite des Kiemendarms bestimmt. Im Embryo und häufig auch noch in der freischwimmenden Larve (Textfig. 167) erscheint aber die Endostylanlage nach vorn gerichtet und liegt dicht hinter dem sogenannten Präorallappen. Erst allmählich vollzieht sich die Verschiebung nach hinten und ventral zu. Es mag sein, dass auf diesem ersten Stadium die Entodermverdickung nicht immer einschichtig bleibt, obwohl ich sie stets so antraf, wenn auch die ineinander gekeilten langen Zellen die einschichtige Anordnung oft recht schwer erkennen liessen. Die verdickte Medianzone wird durch zwei von aussen nach innen zu sich einsenkende Längsfurchen, die ich als Bauchfalten bezeichnet habe, scharf von den Seitentheilen der Kiemendarmwand abgegrenzt. Während in diesen letzteren die Zellen allmählich immer niedriger werden, bleiben sie zwischen den Bauchfalten ansehnlich

hoch cylindrisch und stäbchenförmig, um nach und nach in der bestimmten Weise sich zu differenziren, die aus der Beschreibung des entwickelten Endostyls (p. 340 fg.) bekannt ist.

Wie ich schon oben (p. 808) angedeutet habe, treten die Seitenwände des Kiemendarms frühzeitig zu den Peribranchialeinstülpungen in Beziehung und werden von den Kiemenspalten durchbrochen. Wenn auch die Spaltenbildung bei manchen freischwimmenden Synascidienlarven sehr weit vorgeschritten sein kann (vergl. Textfig. 163, p. 783), so tritt sie doch andererseits bei vielen Monascidien erst so viel später ein, dass zur Zeit der Festsetzung der Kiemendarm noch sehr unvollkommen entwickelt erscheint, und daher soll die Bildung der Spiracula erst in einem späteren Abschnitt behandelt werden. Nur auf die Entstehungsweise der ersten Spalten, die ich schon bei der Besprechung der Peribranchialbläschen berühren musste, soll hier nochmals kurz hingewiesen werden. Bei fast allen Formen, bei denen diese Vorgänge genauer beobachtet worden sind, hat sich der Nachweis führen lassen, dass am Kiemendarm zwei seitliche Divertikel oder Divertikelpaare auftreten, an deren Blindenden zunächst fast stets nur eine Spalte in die Peribranchialräume durchbricht. Salensky bezeichnet diese Entodermaussackungen als „Kiemenrohre“ und findet, dass solche Röhren, wenngleich viel weniger umfangreich, auch bei der Bildung aller folgenden Spalten auftreten. So wie wir die beiden Peribranchialeinstülpungen des Ektoderms dem ektodermalen Antheil der beiden Spiraculargänge der Appendicularien verglichen haben, homologisiren wir naturgemäss auch den entodermalen Theil dieser letzteren (vergl. Fig. 1, Taf. VII) mit den beiden ersten entodermalen Ausstülpungen des embryonalen Kiemendarms (Kiemenrohre Salensky's) der Ascidien. Die Betheiligung des Entoderms an der Auskleidung der Kiemenspaltenwände bei Ascidien hat daher eine wichtige morphologische Bedeutung und weist auf gewisse sehr alte Einrichtungen der appendicularienähnlichen Vorfahrenform phylogenetisch zurück.

3. Der Verdauungstractus entsteht stets während der letzten Embryonalzeit von der Kiemendarmanlage aus und ist fast immer in der freischwimmenden Larve bereits in eine Anzahl hintereinander liegender Abschnitte mehr oder minder unvollständig gesondert, natürlich nur da, wo auch die ausgebildete Ascidie die entsprechenden Darmtheile erkennen lässt. Ueber die Art und Weise der Entstehung der Darmschleife weichen aber die Ansichten nicht unerheblich auseinander. Insoweit die Beobachtungen sich auf ganz verschiedene Objecte beziehen, wird mit der Wahrscheinlichkeit zu rechnen sein, dass die Entwickelungsvorgänge nicht überall in ganz übereinstimmender Weise sich vollziehen.

So wie Kowalevsky, fanden auch Kupffer und Seeliger bei *Phallusia*, *Ciona*, *Ascidia mentula*, *Clavelina*, dass der gesammte Verdauungstractus aus einem Divertikel der Kiemendarmlage entspringt, der sich allmählich hufeisenförmig oder zu einer complicirteren Schleifenform

krümmt und später in die einzelnen Darmabschnitte, in Oesophagus, Magen und Intestinum sondert. Der Durchbruch des Blindendes in die Cloakenhöhle erfolgt häufig erst nach der Festsetzung der Larve. Die Ausstülpung des Kiemendarms liegt an dessen hinterem Ende in der Nähe des vordersten Chordaabschnitts, etwa da, wo sich auf einem früheren Stadium das caudale Entoderm mit dem Vorderdarm verband. Doch ist es unsicher, ob der die Darmschleife bildende Divertikel des Kiemendarms mit dem früher zum Schwanzentoderm sich fortsetzenden Endabschnitt identisch ist. Bei *Didemnum* und *Distaplia* ist das sogar bestimmt nicht der Fall.

Etwas abweichend schildern Van Beneden und Julin die Bildungsweise des Verdauungstractus bei *Clavelina*. Nur den absteigenden Ast der Darmschleife, Oesophagus und Magen, lassen sie aus dem subchordalen Divertikel des Vorderdarms hervorgehen, der aufsteigende Intestinalast aber soll sich als eine selbstständige secundäre Ausstülpung der rechten Magenwand bilden und nach vorn und links auswachsen. Bei der Deutung dieses angeblichen Entwickelungsvorgangs lassen die belgischen Forscher ihrer Phantasie freien Lauf. Sie vergleichen den Endabschnitt des Ascidiendarms — der kolbenförmigen Drüse des *Amphioxus!* Da dieses nahe beim Mund sich öffnende Gebilde dem ersten Rumpfsegment zuzurechnen sei, entspreche der gesammte Rumpfabschnitt der Ascidienlarve nur dem kleinen vordersten Körperabschnitt des *Amphioxus* bis zum Hinterende des ersten Rumpfsegmentes.

Nach einem dritten Modus entwickelt sich die Darmschleife bei *Didemnum* und *Diplosoma*.

Den Untersuchungen Salensky's zufolge treten bei diesen Formen die Anlagen des Verdauungstractus ziemlich gleichzeitig mit dem Kiemendarm oder sogar noch früher als dieser in Erscheinung. Die beiden bereits im vorhergehenden Abschnitt erwähnten Seitenschläuche (p. 762) entstehen zunächst rechts und links an der Dorsalseite des Embryos und breiten sich rasch seitlich und ventral zu aus. Der linke Schlauch, der Darmschlauch, bildet weiterhin das Intestinum und Rectum (Fig. 1, Taf. XXX), der rechte, der Magenschlauch, den Magen und Oesophagus. Bei *Diplosoma* spaltet sich allerdings von dem rechten Magenschlauch noch die Kiemendarmanlage des Knospenthieres (sogenannter vorderer Kiemenschlauch) ab. Es findet sich also bei Diplosomiden und Didemniden das merkwürdige Verhalten, das auch bei jungen Pyrosomenknospen auftritt und dadurch gekennzeichnet ist, dass der ganze Hinterdarm anfänglich mit dem Kiemendarm in weiter Verbindung steht, und dass erst später das Intestinum von diesem sich abtrennt und in die linke Peribranchialhöhle resp. in die Cloake durchbricht.

4. Das Schwanzentoderm hat sich stets in der freischwimmenden Larve und zumeist bereits auf den letzten Embryonalstadien vom Kiemendarm vollkommen abgetrennt und verfällt bald der Rückbildung. Häufig verwandelt es sich zunächst in einen zwei- und dann einreihigen

Zellstreifen, und dieser erst löst sich in die einzelnen Elemente auf. Da, wo auf jüngeren Stadien das Schwanzentoderm zellenreicher war oder gar, wie bei *Distaplia* (vergl. Textfig. 161*B*, p. 770), eine Röhre bildete, scheint der Zerfall in die einzelnen Zellen einzutreten, ohne dass vorher eine einschichtige, ein- oder zweireihige Anordnung der Elemente eingetreten wäre. Die Rückbildung des caudalen Entoderms dürfte wohl meistens der der anderen Schwanzorgane vorangehen und in der freischwimmenden Larve häufig schon weit vorgeschritten sein. Frühere Autoren haben mehrfach Querschnitte durch den Ruderschwanz abgebildet, auf denen vom Entoderm nichts mehr zu erkennen ist. Das mag freilich zum Theil in ungenauen Beobachtungen seinen Grund haben, obwohl es in manchen Fällen allerdings so scheint, als ob in der That die Auflösung des Schwanzentoderms sich bereits vollzogen hätte. Diesen Eindruck machen z. B. die Abbildungen, die Della Valle (1881) vom *Distaplia*-Schwanz gegeben hat: eine Gruppe freier Zellen neben den breiten Muskelbändern scheint aus dem aufgelösten caudalen Entodermrohr herzustammen.

Ich muss an dieser Stelle die Beschreibung einer Aussackung der Kiemendarmanlage einfügen, die Salensky besonders deutlich bei *Didemnum* antraf und deren Schicksal an die Auflösung des Caudalentoderms erinnert. Auf ziemlich frühen Embryonalstadien schon fand Salensky am Hinterende des noch unentwickelten Vorderdarms, dicht neben der Chorda eine später sich vergrössernde Ausstülpung, die er Chordasack nannte (Fig. 1, Taf. XXX). Während alle anderen Abschnitte der Kiemendarmanlage in der Entwickelung weiter vorschreiten, soll der Chordasack, wie das Schwanzentoderm, einer Rückbildung anheimfallen. Zunächst zerfällt, und zwar schon bei älteren Embryonen, sein Hinterende in einzelne Zellen. Das Lumen schrumpft und der Zellsack ist in einen soliden, etwas gekrümmten Strang verwandelt, der von hinten nach vorn zu allmählich degenerirt und sich auflöst. In der freischwimmenden Larve ist er vollkommen rückgebildet.

In übereinstimmender Weise deuten eine Anzahl Forscher, namentlich Van Beneden und Julin und Salensky, das Schwanzentoderm als ein ursprünglich wohlausgebildetes, jetzt rudimentär gewordenes Darmrohr, und gerade das oben (p. 761) für *Distaplia* beschriebene Verhalten wurde als Beweis für diese Auffassung besonders angeführt. Daraus ergab sich für den Vergleich der Tunicaten mit dem *Amphioxus*, dass der gesammte Rumpfabschnitt dieses letzteren, vom zweiten Rumpfsegment angefangen (vergl. oben, p. 815), dem Ruderschwanz der Ascidienlarven gleichzusetzen sei. Bei den Vorfahrenformen der Tunicaten lag der After etwa dort, wo jetzt die hintere Schwanzspitze sich befindet. Der aufsteigende Ast der Darmschleife der Ascidien muss dann als eine Neubildung angesehen werden (Salensky).

Im Gegensatz hierzu vertritt Willey (1893) die Ansicht, dass der Ruderschwanz der Ascidienlarven wie der Appendicularien lediglich als

Locomotionsorgan aufzufassen und dem postanalen Leibesabschnitt des *Amphioxus* zu homologisiren sei. Der Darmcanal der Ascidien sei gleichwerthig dem gesammten Darmrohr des *Amphioxus*, und die Verwandlung des ursprünglich gerad gestreckten Canals in eine U-förmige Darmschleife sei eine Folge der festsitzenden Lebensweise.

f. Herz, Pericardium und Epicard.

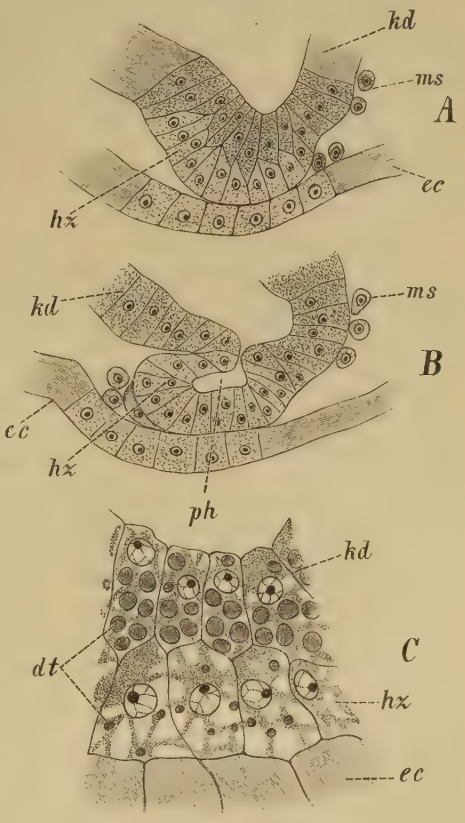
Die Bildung des Herzens beginnt stets während der Embryonalperiode, bald früher, bald später, und zwar steht sie in einer nicht zu verkennenden Abhängigkeit von der höheren oder niederen Ausbildungsstufe des Kiemendarms. Die freischwimmenden Larven der Monascidien, deren Kiemendarm in der Entwickelung noch wenig weit vorgeschritten ist, zeigen auch sehr primitive Stadien der Herzbildung (*Ciona*), während die Synascidienlarven mit mehreren Kiemenspaltenreihen Herz, Pericard und Epicard zwar noch wenig umfangreich, aber doch in allen Theilen bereits angelegt erkennen lassen. Die letzten Stadien, die in diesem Abschnitt behandelt sind, finden sich daher häufig erst in solchen Larven, die sich seit geraumer Zeit festgeheftet und den Ruderschwanz schon längst rückgebildet haben.

Schon 1895 konnte Salensky seine allgemeinen Betrachtungen über die Entwickelung des Ascidienherzens mit den Worten einleiten: „Es existirt im Leibe der Tunicaten kein anderes Organ, über dessen Entwickelung die Angaben einander so widersprechen, wie über das Pericardium und das Herz". Salensky selbst konnte wenig zur Aufklärung der Frage beitragen, ob die Herzanlage entodermalen oder mesodermalen Ursprungs ist; im Gegentheil müsste es nach ihm als ausgeschlossen erscheinen, dass der Vorgang bei allen Ascidien sich in einer übereinstimmenden Weise vollziehe, denn bei *Distaplia* und *Diplosoma* fand er eine mesodermale Entstehung des Herzens, bei *Didemnum* dagegen (p. 762) eine unzweideutig entodermale. Ich kann vorläufig nicht glauben, dass so bedeutende Unterschiede innerhalb der Ascidiengruppe vorkommen und nehme an, dass eine erneute eingehende Untersuchung überall einen entodermalen Ursprung der Herzanlage, wie er zuerst von Seeliger (1884) beschrieben wurde, erweisen werde. Seit Salensky ist eine weitere stattliche Reihe Beobachtungen veröffentlicht worden, die sich auf die Entwickelung des centralen Gefässapparates beziehen, und diese Vorgänge gehören jetzt sicher zu denen der Tunicatenembryologie, die am häufigsten behandelt worden sind. Wenn jetzt auch neue Controversen hervorgetreten sind, so darf andererseits doch auch der Fortschritt nicht verkannt werden, dass die neuesten Untersuchungen in übereinstimmender Weise gelehrt haben, dass die Herzanlage aus dem Entoderm des Kiemendarms entspringt. Allerdings erstrecken sich diese Beobachtungen erst auf eine sehr beschränkte Zahl Gattungen und Species (*Ciona*, *Styelopsis*, *Lithonephria*, *Distaplia*, *Clavelina*).

So wie ich oben (p. 506 u. fg.) im 10. Capitel die Darstellung des anatomischen Baues des centralen Gefässapparates und des Epicards vereinigt habe, behandle ich in diesem Abschnitt die Entwickelung dieser Organe, obwohl ihre Beziehungen durchaus nicht so innige sind, wie lange Zeit angenommen wurde. Die Untersuchungen von Van Beneden und Julin (1884) an *Clavelina* und dann die Julin's (1896, 1899), die sich auf mehrere Arten erstreckten, haben in erster Linie dazu Veranlassung gegeben, das Herz und Epicard aus einer gemeinsamen embryonalen Anlage abzuleiten und die Entstehung des centralen Gefässapparates als einen so complicirten Vorgang aufzufassen, wie er es in Wirklichkeit gar nicht ist. Da aber die Darstellung der belgischen Autoren als die allein zutreffende fast allgemein anerkannt war und erst in den letzten Jahren sich die Widersprüche erhoben haben, muss ich an dieser Stelle auch diese irrthümliche Auffassung erwähnen, und zwar um so mehr, weil alle neuesten Autoren sich mit ihr beschäftigen und sie zum Ausgangspunct ihrer Untersuchungen genommen haben. Einige Unklarheiten, die der ersten Beschreibung Van Beneden's und Julin's anhafteten, wurden später durch den letzteren behoben. Darnach sollten Herz und Epicard überall aus einer gemeinsamen paarigen Anlage hervorgehen. Bei *Clavelina* entstehen zuerst zwei solide Wucherungen des entodermalen Kiemendarmepithels (bourrelets procardiques), die rasch zu zwei cylindrischen Gebilden (cylindres procardiques) auswachsen. Diese höhlen sich aus und werden zu den Procardialröhren (tubes procardiques), bleiben aber durch solide Stränge mit dem Kiemendarm verbunden. Im Gegensatz dazu entstehen bei den Embryonen der *Distaplia* die Procardialröhren gleich als röhrenförmige Ausstülpungen der Kiemendarmwand. Die ausgehöhlten Abschnitte der Procardialröhren der *Clavelina*-Embryonen verschmelzen in der Medianebene zum unpaaren Pericardialsack, während die beiden soliden Stränge bald ebenfalls sich aushöhlen und als Epicardialröhren (tubes épicardiques) eine doppelte Communication zwischen dem Kiemendarm und dem Pericardialsack herstellen. Der Pericardialsack trennt sich aber bald vom Epicard ab. Bei *Distaplia* schnürt sich der ganze Pericardialsack von der rechten Procardialröhre ab, die dann als rechte Epicardialröhre zu bezeichnen ist, während sich das linke Procard, das diesen Namen eigentlich überhaupt nicht verdient, direct in das linke Epicard verwandelt und das Entoderm der Knospen bildet. Der abgeschnürte Pericardialsack, das primäre Pericardialbläschen, bildet sich überall in der gleichen Weise zu einem doppelwandigen Schlauch um, dessen Aussenwand das Pericardium, dessen Innenwand das Herz darstellt. Die beiden Epicardialröhren vereinigen sich fast bei allen Ascidien hinten auf einer weiten Strecke zu einem medianen Epicardialsack, während sie vorn getrennt bestehen bleiben. Die beiden vorderen Oeffnungen in den Kiemendarm können sich vollständig schliessen (*Distaplia*), oder sie bleiben zeitlebens erhalten (*Clavelina*).

Auch ich hatte früher (1884) angenommen, dass das Pericardialbläschen (primäres Herzbläschen) von dem Gebilde, das jetzt als Epicard bezeichnet wird, sich abschnüre. Meine Beobachtungen waren aber nur an Totalpräparaten ausgeführt worden, und als ich später vollkommene Schnittserien anfertigte, überzeugte ich mich bald, dass der Entwickelungsgang ganz anders verläuft, als es Van Beneden und Julin behaupteten. Als widerlegt dürfen die Angaben der belgischen Forscher über die Herzbildung der *Clavelina* und *Ciona* gelten, und eine Nachuntersuchung der andern Species wird vermuthlich zeigen, dass die wesentlichen Züge des Entwickelungsgangs überall die gleichen sind.

Fig. 169.



Drei Schnitte durch Herzanlagen der *Clavelina lepadiformis*. *A* = Querschnitt durch das vordere ventrale Ende eines jungen Stadiums. $^{396}/_{1}$. *B* = Zwei Schnitte weiter nach hinten und dorsal zu. *C* (nach Kuhn) = Querschnitt durch ein beträchtlich jüngeres Stadium; ein Stück daraus stärker vergrössert. $^{1335}/_{1}$. *dt* = Dotterkörperchen in den Zellen; *ec* = Ektodermepithel; *hz* = Anlage des primären Herzbläschens; *kd* = Kiemendarm; *ms* = Mesenchymzellen; *ph* = Spätere Pericardialhöhle.

1. Die erste Anlage von Herz und Pericard fand ich bei der *Clavelina* in Triest und Messina als eine ungefähr median gelegene unpaare Verdickung der hinteren ventralen Kiemendarmwand. Das Epithel ist an dieser Stelle zweischichtig, und die äusseren Zellen, die sich mit ihren inneren Enden zwischen die das Kiemendarmlumen begrenzenden einkeilen, zeichnen sich nach Carmin oder Hämatoxylinfärbung durch einen helleren Ton aus. Eine genauere Untersuchung ergiebt, dass sich in diesen Zellen ein lebhafterer Stoffwechsel vollzogen hat, und dass daher die embryonalen Dotterelemente im Plasma zum Theil bereits ganz verbraucht, zum Theil bedeutend kleiner geworden sind, während die Kerne häufig durch bedeutendere Grösse auffallen (Textfig. 169 *C*). In genau der gleichen Weise, wie es hier beschrieben wurde, fand neuerdings auch Kuhn (1903) die erste Herzanlage bei *Clavelina* und bei *Ciona*.

Demgegenüber stehen die Angaben Van Beneden's und Julin's, dass bei *Clavelina* die Anlage von allem Anfang an paarig sei und aus zwei getrennten Zellgruppen, einer rechts und einer links gelegenen, bestehe. Auch später noch, wenn die beiden Zellgruppen zu kleinen, geschlossenen, einschichtigen Bläschen sich verwandelt haben und median miteinander verwachsen sind, soll der paarige Ursprung deutlich erkennbar sein. Ob die Neapeler *Clavelina* in der That sich so eigenartig verhalten kann, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls ist es bemerkenswerth, dass auch Willey (1893) nur eine einfache Herzanlage antraf und die Angaben der belgischen Forscher nicht ohne Misstrauen betrachtete.

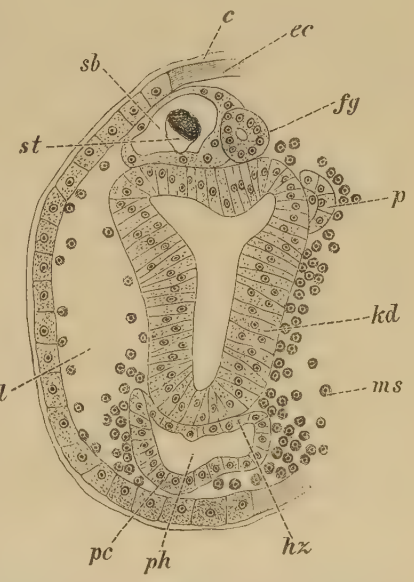
Bei Larven der *Ciona* sahen allerdings mehrere Beobachter (Willey, Selys-Longchamps) die jüngste Herzanlage, die sie zu Gesicht bekamen, als winzige paarige Bläschen (sogenannte Pericardialbläschen), die nur aus wenigen Zellen bestanden und ein sehr feines Lumen besassen. Während Selys die Herkunft der Bläschen als unaufgeklärt hinstellt und sich bestimmt weder für einen entodermalen noch mesodermalen Ursprung erklären kann, schliesst Willey aus dem Entwickelungsgang bei *Clavelina*, dass auch bei *Ciona* ursprünglich eine einheitliche unpaare Herzanlage vorhanden sein müsse, die sich erst nachträglich durch ein Doppelseptum in zwei Bläschen zerlege. In Wirklichkeit hat aber erst Kuhn die früheste Anlage beobachtet und sie genau so angetroffen wie bei *Clavelina*.

2. Auf dem zweiten Stadium vollzieht sich die Umbildung der einschichtigen oder soliden Anlage zum primären Herzbläschen oder Pericardialbläschen. Die ventral an der Hinterwand des Kiemendarms proliferirende Zellengruppe vergrössert sich rasch und buchtet sich knopf- oder wulstförmig ventral zu vor. Dabei bildet sie ein einschichtiges Bläschen mit zunächst winzig kleinem Lumen. Bei lebhafter Zellenwucherung kann auf einer kurzen Strecke in der Mitte der Anlage die ganze Kiemendarmwand in das primäre Herzbläschen sich ausstülpen, und die Folge ist dann, dass das Lumen des Bläschens an einer freilich nur sehr beschränkten Stelle mit der Kiemendarmhöhle in Verbindung steht (Textfig. 169 *B*). Es mag sehr wohl sein, dass diese Communication nicht überall auftritt; immerhin aber beweist sie, dass der Vorgang, der zur Bildung des primären Herzbläschens führt, als eine ursprüngliche Ausstülpung aufzufassen ist. Nach vorn und ventral zu flacht sich die Ausstülpung ab, und am äussersten Ende findet man genau das Verhalten, das auf jüngsten Stadien an allen Stellen anzutreffen war, nämlich: die Kiemendarmwand zweischichtig und die Zellen der äusseren Schicht, die sich in das Bläschen fortsetzen, eigenartig differenzirt (Textfig. 169 *A*).

Bei *Ciona* und *Clavelina* schnürt sich dann das Bläschen vom Kiemendarm ab, indem die Verbindungsöffnung sich schliesst; es bleibt aber der Kiemendarmwand dicht benachbart liegen und kann den zwischen dem

hinteren Ventralende des Kiemendarms und der Leibeswand sich ausbreitenden Theil der primären Leibeshöhle vollkommen ausfüllen, wenn das Lumen des Bläschens sich wesentlich ausgedehnt hat. Die Bläschenwand ist stets einschichtig und gestattet, zwei Theile zu unterscheiden. Die dem Kiemendarm benachbarte Wand ist ein wenig in das Bläschenlumen eingebuchtet und bildet weiterhin die Herzwandung; die der Leibeswand zugekehrte, äussere, ist convex gekrümmt und entwickelt sich zur Pericardialwand. Das Bläschenlumen stellt die Pericardialhöhle dar und ist von der primären Leibeshöhle vollkommen scharf abgegrenzt. Die Pericardialhöhle entstand, wie wir sahen, gewissermassen als eine Ausstülpung der Kiemendarmhöhle. Eine besondere Herzhöhle ist bis jetzt noch nicht entwickelt (Textfig. 170).

Fig. 170.



Sehr schräg geführter Querschnitt durch einen *Clavelina*-Embryo. Das primäre Herzbläschen ist vollständig vom Kiemendarm abgeschnürt. $^{267}/_{1}$.

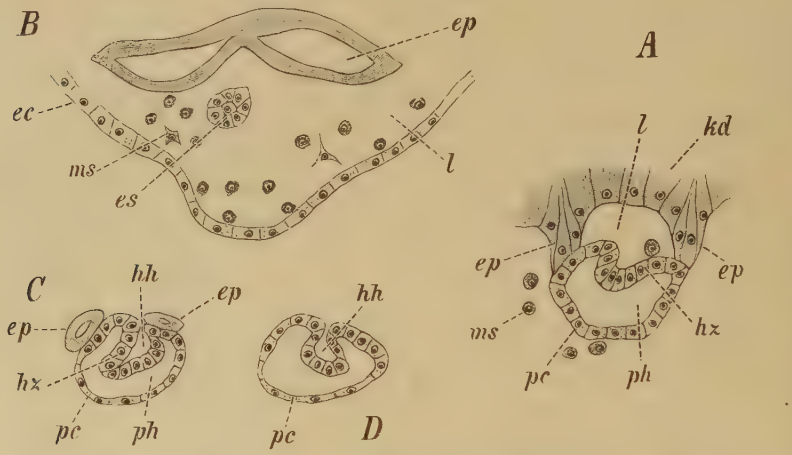
c = Cellulosemantelanlage; *ec* = Ektodermepithel; *fg* = Flimmergrube; *hz* = Herzwand des primären Bläschens; *kd* Kiemendarm; *l* = Primäre Leibeshöhle; *ms* = Mesenchymzellen; *p* = Peribranchialraum; das äusserste Ende ist durchschnitten; *pc* = Pericardialwand; *ph* = Pericardialhöhle; *sb* = Sinnesblase; *st* = Statolithenzelle.

3. Auf dem dritten Stadium verwandelt sich das primäre Herzbläschen in einen doppelwandigen Schlauch. Es scheint überall der dem Kiemendarm zugekehrte Theil der Bläschenwand zu sein, der sich in das Lumen einstülpt und zur Herzwand differenzirt. Diese bildet ganz nach Art eines typischen Muskelepithels eine Fibrillenschicht und zwar an der ursprünglich äusseren, der Leibeshöhle zugekehrten Seite, während die dem Hautepithel benachbarte Wand des Doppelschlauchs sich zum Pericard allmählich abflacht. Die Bildung einer von der Herzwand umschlossenen Herzhöhle kennzeichnet also diese dritte Entwickelungsstufe. Die Höhle erscheint zunächst als eine seichte, median und dorsal noch weit offene Rinne, die sich nur sehr unvollkommen von der allgemeinen primären Leibeshöhle abgrenzt (Textfig. 171*A*). Je mehr das Herzblatt sich einfaltet, um so grösser und schärfer gesondert wird die Herzhöhle, und wenn die beiden dorsalen Ränder, an denen die Herzwand in das Pericardium sich umschlägt, sich fast bis zur Berührung genähert haben, ist nur an den beiden Enden je eine Oeffnung des Herzschlauchs in die Leibeshöhle weit genug, um als ein vorderes und hinteres Ostium Blut und Blutzellen ein- und ausströmen zu lassen.

Textfig. 171 *C* u. *D* zeigen zwei Durchschnitte durch ein primäres Herzbläschen, das in der Umwandlung zum doppelwandigen Herzschlauch bereits ziemlich weit fortgeschritten ist.

Bei *Ciona* und vielleicht allen(?) Monascidien besteht auf diesem Stadium keine innige Verbindung mehr zwischen dem Kiemendarm und dem Herzpericardialschlauch, und die auf dem früheren Stadium aufgetretene Wucherung und Ausstülpung der Kiemendarmwand wurde ganz und völlig zum primären Herzbläschen. Julin (1899) hat zwar gerade

Fig. 171.



A = Sehr schräg geführter Querschnitt durch einen älteren Embryo einer *Clavelina*. $^{396}/_{1}$.
B, C, D = Drei Querschnitte durch die Herzregion einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve. $^{267}/_{1}$.
ec = Ektodermepithel; *ep* = Die beiden Epicardialröhren; *es* = Endostylende; *hh* = Herzhöhle; *hz* = Herzwand; *kd* = Kiemendarm; *l* = Primäre Leibeshöhle; *ms* = Mesenchymzellen; *pc* = Pericardialwand; *ph* = Pericardialhöhle.

bei *Ciona* einen ganz andern Bildungsmodus beschrieben und das primäre Herzbläschen (vésicule péricardique) und das rechte Epicard von einem gemeinsamen rechten Procard abgeleitet; Selys-Longchamps und Kuhn haben aber diese Angaben widerlegt und nachgewiesen, dass es Procardialröhren bei *Ciona* überhaupt nicht giebt. Julin's paarige Procardialausstülpungen sind lediglich die Entodermausbuchtungen, die das hintere Kiemenspaltenpaar bilden. Die dem Epicard der andern Ascidien homologen paarigen Entodermbildungen erscheinen bei *Ciona* erst viel später, und zwar ganz unabhängig von Herz und Pericard, und umgrenzen den als Perivisceralhöhle bekannten Raum (vergl. oben, p. 569).

4. Entstehung des Epicards. Bei *Clavelina* und, wie ich annehmen muss, bei den meisten Synascidien, bei denen ein Epicard vorhanden ist, liegt dieses in der nächsten Nachbarschaft der Herzanlage und entsteht häufig ungefähr gleichzeitig, sei es etwas früher oder später, mit dem primären Herzbläschen. Das hatte seiner Zeit mich selbst

veranlasst (1884), das Herzbläschen der *Clavelina* von dem sogenannten Epicard sich abschnüren zu lassen, und Van Beneden und Julin, die einen ähnlichen Vorgang beobachtet zu haben glaubten, führten den Namen Procard für die gemeinsame Anlage von Herzbläschen und Epicard ein. So wie bei *Ciona*, giebt es aber auch bei *Clavelina* kein Procard, und das Epicard entsteht selbstständig und unabhängig vom primären Herzbläschen.

Die Hinterwand des Kiemendarms stülpt sich dicht neben der Herzanlage an zwei Stellen aus, um die beiden Epicardialröhren zu bilden. Die hinteren Blindenden dieser wachsen zunächst als solide Stränge weiter und legen sich dicht an das primäre Herzbläschen an, ohne aber mit ihm so innig zu verwachsen, dass die beiden Organe nicht jederzeit scharf voneinander sich unterscheiden liessen (Textfig. 171 *A*). Bald höhlen sich die Epicardialröhren, die rasch an Länge zunehmen, auch an ihren hinteren zipfelförmigen Enden aus, mit denen sie der Pericardialwand dorsal ziemlich dicht anliegen. Vorn sind die Epicardialröhren in der freischwimmenden Larve bereits ziemlich umfangreich, so dass sie sich median berühren; nach hinten zu verjüngen sie sich sehr beträchtlich, weichen auseinander und laufen eine jede in einen ausserordentlich feinen, blind geschlossenen Canal aus, dessen Lumendurchmesser nicht einmal die Dicke der Wand erreicht. Das Hinterende des Herzens liegt ein Stück weiter hinten als die Enden der Epicardialröhren (Textfig. 171 *B*, *C*, *D*). Erst in der festgesetzten Larve vereinigen sich die beiden bis dahin getrennten Epicardialröhren auf einer bestimmten Strecke zum medianen Epicardialsack. (Ueber die Homologisirung der Molguliden-Niere mit dem Epicard vergl. den späteren 7. Abschnitt.)

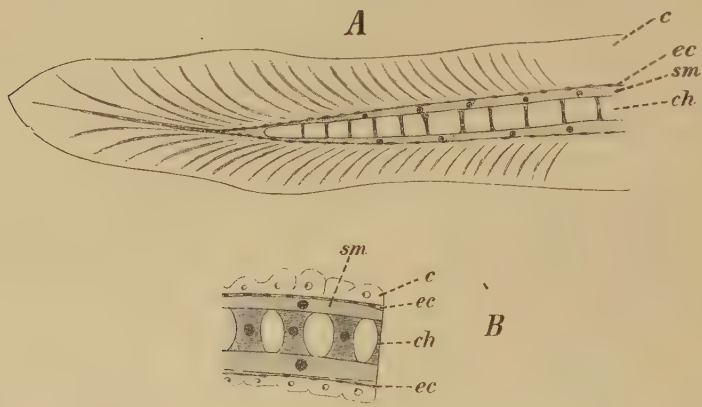
g. Die Chorda.

Wir haben im vorhergehenden Abschnitt (p. 769) die Entwickelung der Chorda bis zu dem Stadium verfolgt, auf welchem die Chordazellen zu einem medianen unpaaren Strang zusammengetreten sind. Im Querschnitt erscheint das Organ zunächst aus zwei, drei oder mehr Zellen zusammengesetzt. Bald aber verschieben sich die axial ineinander gekeilten Elemente derart, dass sie eine einzige geldrollenartige Reihe bilden, deren Querschnitt fast immer nahezu kreisförmig ist (Fig. 1 und 2, Taf. XXVIII, Fig. 1, Taf. XXX). Während der auf dem letzten Embryonalstadium erfolgenden Längsstreckung des Ruderschwanzes scheint die Zahl der Chordazellen zumeist gar nicht oder nur unerheblich zuzunehmen, und daher erhalten die Zellen, die zuerst ziemlich dünne Platten darstellten, eine oft ansehnlich lange Cylinderform (Fig. 3, Taf. XXVIII).

Zuerst reihen sich die protoplasmatischen Zellkörper dicht aneinander und berühren sich mit den ganzen kreisförmigen Endflächen, so dass die ganze Chorda durchaus gleichartig erscheint. Dann aber treten zwischen den Zellen sehr feine, winzige Lückenräume auf, Vacuolen, die eine homogene, vom Plasma ausgeschiedene Substanz enthalten. Diese

zwischen den Zellen gelegenen Vacuolen vergrössern sich rasch, nehmen die Gestalt biconvexer Linsen an und reichen durch die ganze Dicke der Chorda hindurch. Die protoplasmatischen Zellkörper erscheinen daher wie dicke biconcave Linsen und färben sich viel stärker als die Zwischensubstanz, die fast ganz ungefärbt bleibt (Textfig. 172 *B*). Ueber die Natur dieser letzteren vermag ich nichts Bestimmtes auszusagen. Die Substanz scheint zwar zunächst ziemlich dünnflüssig zu sein, dürfte sich

Fig. 172.



A = Schwanzende einer Larve von *Perophora Listeri*. $^{175}/_{1}$. *B* = Optischer lateraler Längsschnitt durch ein Stück des Ruderschwanzes eines *Clavelina*-Embryos. $^{250}/_{1}$.
c = Cellulosemantel; *ch* = Chorda; *ec* = Ektodermepithel; *sm* = Schwanzmuskelzellen.

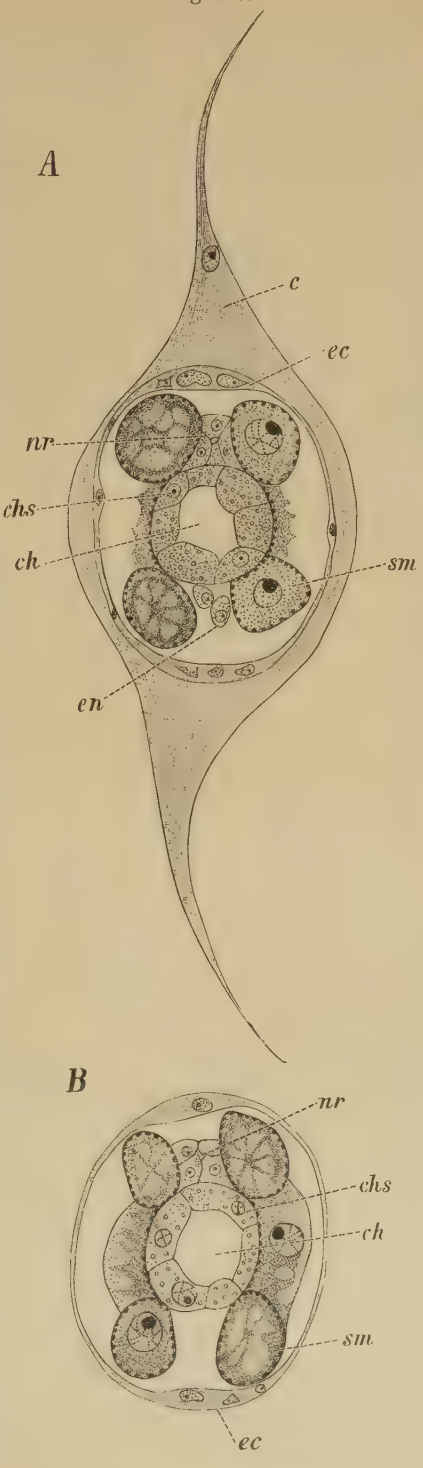
aber später noch stark verändern, da sie dann die elastische Grundsubstanz der Chorda darstellt. Die Chordazellen erinnern auf diesem Stadium an das Bild, das eine biconcave Fischwirbelreihe zeigt.

Im Folgenden nimmt die Zwischensubstanz rasch an Umfang zu, während die protoplasmatischen Zellkörper mit ihren Kernen immer mehr schwinden und zu feinen Blättchen werden, die von Stelle zu Stelle regelmässig die Chorda quer durchsetzen (Textfig. 172 *A*). Schon früher hat die Chorda an ihrer gesammten Oberfläche eine ziemlich feste Membran, die Chordamembran, ausgeschieden, und auch an dieser bleiben bei manchen Larven Reste der Plasmakörper bestehen, um eine Art Chordascheide darzustellen. Das Wachsthum der Zwischensubstanz erfolgt auf Kosten der protoplasmatischen Zellkörper, und es scheinen dabei Dotterelemente, die sich in diesen letzteren angehäuft finden, eine Rolle zu spielen. Bei manchen Ascidien (*Clavelina*) schliesst die Chordaentwickelung mit dem Stadium ab, in welchem die plasmatischen Zellkörper mit ihren Kernen als dünne Scheiben zwischen der homogenen Chordasubstanz wie Quersepta erscheinen, und die Chordaaxe ist niemals von einem einheitlichen elastischen Stab gebildet.

Etwas anders vollzieht sich aber die Umwandlung des Chordazellstrangs bei vielen Monascidienlarven. Wie schon Kowalevsky und Kupffer für *Phallusia* und *Ciona* festgestellt haben, können alle protoplasmatischen Zellkörper und Kerne der Chordaelemente durch die homogene Chordasubstanz peripher zu verschoben werden. Während diese ganz gleichmässig wie ein homogener Stab die Chordaaxe einnimmt, bilden die Zellen eine periphere, kernhaltige Chordascheide. Bei *Phallusia* und *Ciona* sind die Zellen der Scheide sehr flach, und die Kerne liegen in ansehnlich weiten Abständen voneinander. Bei *Molgula nana* aber sind sie viel gedrungener, nahezu polyedrisch oder ganz kurz cylindrisch gestaltet, und man findet daher auf einem Querschnitt die Chordascheide aus einer grösseren Zahl Zellen zusammengesetzt (Textfig. 173 *A*, *B*). Hier scheint auf den letzten Embryonalstadien — im Gegensatz zu *Clavelina* — noch eine späte Kern- und Zellvermehrung einzutreten, die es gestattet, dass die Chordascheide das geschilderte Aussehen annimmt.

Ueber die Beschaffenheit der homogenen Chordasubstanz vermag ich, wie ich schon oben angedeutet habe, aus eigener Kenntniss wenig auszusagen. Ob sie in der That überall eine feste elastische Masse darstellt, die, wie Kupffer bemerkt, der Knorpel-

Fig 173.



Querschnitte durch die Ruderschwänze von zwei alten Embryonen der *Molgula nana*. (Nach Heinemann.) Circa $^{700}/_{1}$.
c = Aeusserer Cellulosemantel; *ch* = Homogene axiale Chordasubstanz; *chs* = Chordascheide; *ec* = Ektodermepithel; *en* = Schwanzentodermzellen; *nr* = Nervenrohr; *sm* = Schwanzmuskelzellen.

grundsubstanz sehr ähnlich ist, mag dahingestellt bleiben. Krohn und Metschnikoff nehmen an, dass die Chordascheide mit Flüssigkeit erfüllt sei, und ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass zuweilen der helle Axialstrang ziemlich weich, gallertartig oder zähflüssig sein könnte.

h. Die Schwanzmusculatur.

Schon auf dem vorhergehenden Stadium fanden wir in jüngeren Embryonen (p. 771 fg.) die Schwanzmusculatur als zwei seitliche Zellbänder oder -streifen angelegt, die rechts und links von der Chorda im hinteren Leibesabschnitt verliefen. Die Zellplatten erwiesen sich als einschichtig; nur bei *Distaplia* (vgl. Textfig. 161, p. 770) lagen die Elemente in zwei und stellenweise in drei Schichten übereinander. Später, während der letzten Embryonalzeit, müssen sie sich aber auch hier zur Bildung eines einschichtigen Epithels verschieben, denn Della Valle fand bei der freischwimmenden Larve die Schwanzmuskelzellen in einer Schicht angeordnet.

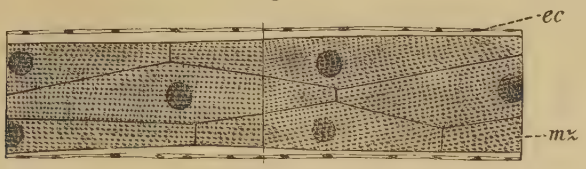
Im Allgemeinen sind also die Veränderungen, die die Anlage der Schwanzmusculatur während der letzten Embryonalperiode und in der freischwimmenden Larve erfährt, nur unbedeutend und im Wesentlichen histologischer Art. Die Verschiebung der Zellen erfolgt fast überall so, dass in jedem Muskelband drei nebeneinander laufende Zellreihen vorhanden sind. Dass gelegentlich eine grössere Zahl vorkommt, ist oben (p. 772) bereits erwähnt worden. Hier sei nochmals darauf hingewiesen, dass Lahille bei *Parascidium* (*Fragarium*) *elegans* jedes Muskelband acht Zellen breit fand, während Della Valle bei *Distaplia*-Larven sogar gelegentlich mehr als drei Dutzend Zellen auf einem Querschnitt durch das Schwanzmuskelband zählte. Diese grosse Zahl erklärt sich aus den vielen, in mehreren Schichten angehäuften Zellen der jüngeren, embryonalen Stadien, so dass auch hier, wie überall, während der letzten Embryonalzeit kaum noch Theilungen und Vermehrungen der Schwanzmuskelzellen in erheblichem Masse eintreten werden.

Dagegen verändern sich die Form und der feinere histologische Bau der Zellen in erheblicher Weise. Es scheint, dass in der freischwimmenden Larve überall die Elemente der Muskelplatten eine mehr oder minder ausgeprägt spindelförmige Gestalt angenommen und mit ihren Längsaxen sich parallel zur Hauptaxe des Ruderschwanzes eingestellt haben. Die verjüngten Enden schieben sich zwischen einander ein, so dass das Hinterende jeder Zelle von den Vorderenden der hinteren Zellen, das Vorderende von den Hinterenden der beiden vorderen umfasst wird. Doch erfährt dieses Verhalten an verschiedenen Stellen gelegentliche Störungen. Häufig erscheinen die Spindelzellen vorn und hinten nicht spitz endigend, sondern scharf abgeschnitten, so dass bei Flächenansicht sehr lang ausgezogene sechseckige Figuren zu sehen sind. Die zu jeder Reihe gehörenden Zellen berühren sich mit den kleinsten

Flächen, die Zellen der benachbarten Reihe mit den breiten Seiten. Daraus ergiebt sich die in Textfigur 174 gezeichnete Anordnung der Elemente in den drei Zellen breiten Muskelplatten. Die Abbildung ist ohne Weiteres verständlich und bedarf keiner weiteren Erläuterung. Doch wird man auch bei *Clavelina*-Larven, bei denen diese Zellgruppirung vielleicht ganz besonders hervortritt, niemals grössere oder kleinere Störungen vermissen, weil die benachbarten Zellen nicht immer in der Form und Grösse sich vollständig gleichen.

Ganz anders sah Reichert die Muskelzellen im Larvenschwanz des *Botryllus violaceus* geformt und angeordnet. Die einzelnen Elemente sollten nahezu würfelförmig oder pflastersteinförmig gestaltet und ziemlich genau und regelmässig in Längs- und Querreihen gestellt sein. Man wird aber auf diese Angaben umso weniger Werth legen dürfen, als sie mit den späteren Untersuchungen Pizon's nicht übereinstimmen.

Fig. 174.



Schwanzmusculatur einer freischwimmenden *Clavelina*-Larve in Flächenansicht. Circa $^{400}/_{1}$. Die Abbildung ist durch einen Strich in zwei Theile getheilt. Die rechte Hälfte zeigt bei hoher Einstellung des Tubus den Fibrillenverlauf an der äusseren Seite des Muskelbandes, die linke bei tiefer Einstellung die der Chorda benachbarten Fibrillen.
ec = Ektodermepithel; *mz* = Muskelzellen.

Wenn auch die Zellen der Schwanzmuskelplatten schon ziemlich früh gegenüber den benachbarten Gewebselementen auffallen, so scheinen doch die Muskelfibrillen, die ihre Function bedingen, erst ziemlich spät ausgeschieden zu werden. Darüber, dass die Fibrillen in der Längsrichtung des Muskelbandes verlaufen, stimmen alle Angaben überein. Doch herrschen im Einzelnen Controversen, die mir wichtig genug zu sein scheinen, um hier bemerkt zu werden. Ich fand, dass bei *Clavelina*-Embryonen die Fibrillen nur an der Oberfläche des gesammten Muskelstreifens jeder Seite ausgeschieden werden, so dass gleichsam ein Fibrillenschlauch entsteht, der die sarkoplasmatischen Theile aller drei Zellreihen umschliesst (Fig. 5, Taf. XXVIII); zwischen den Zellen der mittleren und denen der dorsalen und ventralen Reihe habe ich, solange das Muskelband noch völlig intact war, keine Fibrillen angetroffen. Van Beneden und Julin sahen dagegen jede einzelne Muskelzelle an ihrem ganzen Längsumfang von Fibrillen bedeckt, und in einer ähnlichen Weise zeichnen es Lahille und Della Valle bei den Larven mehrerer anderen Synascidien. Dieses letztere Verhalten sah ich auf einem späteren Stadium dann ein-

treten, wenn die Muskelzellen, in Vorbereitung auf den nach der Festsetzung der Larve erfolgenden Zerfall der Muskelplatten, sich mehr zu isoliren beginnen. Solange das noch nicht der Fall ist, bilden die Fibrillen auf jeder Seite des Ruderschwanzes im Wesentlichen zwei übereinander liegende Schichten, die dorsal und ventral in einander übergehen. Interessant ist, dass, wie zuerst Seeliger nachgewiesen und Herr Heinemann im Rostocker Zool. Institut neuerdings bestätigt hat, die Fibrillen der äusseren und die der tieferen Schicht nicht genau parallel verlaufen, sondern sich unter spitzem Winkel kreuzen. Die oberen Fibrillen sind im Allgemeinen der einen, die unteren Fibrillen der anderen dorsalen oder ventralen Seite der sechseckig erscheinenden Muskelzellen parallel gerichtet. Bei allen freischwimmenden Larven sind die Muskelfibrillen in mehr oder minder deutlich hervortretender Weise quergestreift (Textfig. 174).

Sehr merkwürdig verhalten sich die Muskelbänder der Embryonen und Larven von *Molgula nana*. Bei dieser nordischen Ascidie entwickeln sich die Embryonen in einem als Brutraum functionirenden Abschnitt der Peribranchialräume, in dem man auch zu bestimmten Zeiten freischwimmende Larven antreffen kann. Die Muskelbänder setzen sich aus drei Zellreihen zusammen, von denen die mittlere sich dadurch auffallend unterscheidet, dass sie nur an der inneren Seite neben der Chorda quergestreifte Fibrillen bildet; die dorsalen und ventralen Muskelzellen aber scheiden allseitig die contractilen Fäserchen aus (Textfig. 173). In jungen Embryonen besitzen die Zellen der mittleren Reihe sowie die der beiden andern noch einen ansehnlichen sarkoplasmatischen Zellkörper, der einen grossen Kern führt und die Fibrillenschicht bedeckt. In ganz alten Embryonen und Larven sind die Kerne und sarkoplasmatische Substanz in der mittleren Zellreihe stark rückgebildet, und über den Fibrillen liegt hier nur noch eine dünne Protoplasmaschicht (Textfig. 173*A*). Man wird nicht fehl gehen, wenn man diese unvollkommene Ausbildung der Schwanzmuskelplatten als eine beginnende Rückbildung des larvalen Ruderorgans deutet. In der Entwickelung anderer *Molgula*-Arten tritt bekanntlich eine geschwänzte Larve überhaupt nicht mehr auf, weil bei ihnen die Rückbildung viel weiter vorgeschritten ist und sich nicht nur auf die zwei äusseren Fibrillenschichten zweier bestimmten Muskelzellreihen, sondern auf das gesammte Ruderorgan erstreckt.

i. Das Mesenchym.

Während das Mesoderm im hinteren Embryonalabschnitt völlig bei der Bildung der beiden Schwanzmuskelbänder aufgebraucht wird und daher hier durchaus epithelialen Charakter zeigt, stellt es im vorderen Theil ein typisches Mesenchym dar, dessen Zellen sich nirgends zu Epithelien zusammenfügen. Wie im vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurde, entsteht das Mesenchym aus den Vorderabschnitten der beiden

seitlichen Mesodermstreifen und aus dem prägastralen Entoderm, wo dieses überhaupt vorhanden ist (vergl. p. 770).

Während der letzten Embryonalzeit und in der freischwimmenden Larve hat das Mesenchym nur wenig Bedeutung. Es bildet ein spärliches Bindegewebe und rundliche und amöboide Zellen, die man als Blutzellen in und mit dem Flüssigkeitsstrom sich fortbewegen sieht, natürlich nur in solchen Larven, deren Herz ein vorgeschrittenes Stadium der Ausbildung zeigt. In den freischwimmenden Larven mancher Ascidien (*Clavelina*) haben sich bereits eine Anzahl Mesenchymzellen zu Muskelzellen differenzirt. Diese bilden Reihen, die in der Längsrichtung des Rumpfabschnitts verlaufen und die ersten Andeutungen der Längsstränge der Leibesmusculatur darstellen. Zunächst sind die Muskelzüge sehr zart und dünn und bestehen nur aus einer Reihe hintereinander gelegenen Zellen. Wohl nur ganz ausnahmsweise entwickelt sich die Musculatur schon in freischwimmenden Larven über dieses Stadium hinaus. So besteht z. B. bei *Distaplia*-Larven die Musculatur bereits aus sehr zahlreichen, in verschiedenen Richtungen hinziehenden Faserzügen.

6. Die Festsetzung der Larve und Rückbildung des Ruderschwanzes.

(Die regressive Metamorphose.)

Nachdem der Embryo den Follikel gesprengt hat, führt er eine Zeit lang als geschwänzte Larve eine freischwimmende Lebensweise. Es scheint, dass Darwin zuerst diese Larven beobachtet hat, wenngleich seine Veröffentlichung erst aus viel späterer Zeit stammt. Im ersten Band „Die Abstammung des Menschen“ (übersetzt von Carus 1875, p. 208) schreibt Darwin: „Ich habe die Genugthuung gehabt, auf den Falkland-Inseln im April 1833 und daher mehrere Jahre vor irgend einem anderen Naturforscher die locomotiven Larven einer zusammengesetzten Ascidie gesehen zu haben, welche mit *Synoicum* nahe verwandt, aber, wie es scheint, doch generisch von ihm verschieden war.“ „Auf einer früheren Entwickelungsstufe war der Schwanz dicht um den Kopf der Larve gewickelt.“ Diese letzten bereits geschwänzten Embryonalstadien hatte allerdings früher bereits Savigny (1816) bei *Clavelina* und *Botryllus* aufgefunden und recht gut abgebildet. Die ersten Beschreibungen der geschwänzten Ascidienlarven lieferte aber erst Milne-Edwards (1842), und seine Darstellungen sind von zahlreichen Abbildungen begleitet. Bei den damaligen Untersuchungsmethoden sind ihm aber selbst die gröberen anatomischen Verhältnisse entgangen. So konnten erst fast ein Vierteljahrhundert später Kowalewsky's Entdeckungen am Embryo und an der Larve der Ascidien das allgemeinste zoologische Interesse erregen, und alle neueren Untersuchungen der Ascidienentwickelung nehmen die Arbeiten Kowalewsky's zum Ausgangspunct.

Die geschwänzte Larve erhält sich bald längere, bald kürzere Zeit freischwimmend, und diese Unterschiede beziehen sich nicht nur auf verschiedene Arten und Gattungen, sondern in genau dem gleichen Masse auch auf die Larven einer Species und selbst ein und derselben Zucht. Aehnlich wie Castle habe auch ich bei *Ciona* beobachtet, dass die Larven zuweilen schon am ersten Tage, meist am Beginn des zweiten und manchmal erst nach mehreren sich festsetzten. Allerdings ist es mir zweifelhaft, ob die Thiere, die solange Zeit freischwärmten, überhaupt noch zu einer normalen Weiterentwickelung befähigt sind. Jedenfalls kommt es häufig vor, dass die geschwänzten Larven nach mehreren Tagen erschöpft auf den Boden des Gefässes sinken, hier zu Grunde gehen und allmählich zerfallen. Die Larven die sich in Bruträumen des Elternthieres entwickelt und eine vollkommenere Ausbildungsstufe namentlich des Kiemendarms und Herzens erreicht haben, scheinen durchweg nur eine sehr kurze Zeit frei umherzuschwimmen. Wiederholt habe ich bemerkt, dass z. B. *Clavelina*-Larven, die aus dem Peribranchialraum herauspräparirt worden waren, nur wenige Centimeter weit schwammen und dann sofort sich dauernd festhefteten. Andere freilich schwärmten vor der Befestigung Stunden lang umher. Die wohlausgebildeten Sinnesorgane und Schwanzmusculatur beweisen, dass die Larven ursprünglich sicher an eine längere Zeit währende freischwimmende Lebensweise angepasst waren, und dass diese da und dort erst nachträglich eine Verkürzung erfahren hat. Diese Tendenz, die Periode des freien Larvenlebens zu verkürzen, führt in manchen Fällen zu dessen vollständiger Unterdrückung. Schon im Jahre 1882 hatte ich beobachtet, dass hin und wieder in den Peribranchialräumen der *Clavelina* neben alten Embryonen von normalem Aussehen andere Larven sassen, die sich ganz abweichend gestaltet erwiesen. Im bedeutend vergrösserten, von einem verhältnissmässig dicken Cellulosemantel umhüllten Rumpfabschnitt waren, wie normaler Weise bei festsitzenden Larven, Sinnesblase und Sinnesorgane rückgebildet, im Kiemendarm jederseits zwei Spaltenreihen zum Durchbruch gelangt; der Schwanzabschnitt war aber noch nicht eingezogen oder gar rückgebildet, sondern ragte noch aus dem dorsalen Hinterende weit hervor (Fig. 7, Taf. XXVIII). Andererseits fanden sich auch Larven noch in den Follikeln eingeschlossen, obwohl der Schwanzabschnitt bereits in Rückbildung eingetreten war. Es konnte in diesen Fällen kein Zweifel sein, dass hier das Ruderorgan niemals in Thätigkeit trat und eine freischwimmende Lebensweise auf keinem Stadium der Entwickelung bestand. Bei zunehmender Vergrösserung des Larvenkörpers wird schliesslich freilich die Follikelhülle gesprengt werden müssen, aber die Larve wird nach Schwund des Schwanzorgans nicht im Stande sein, selbstständig die Peribranchialräume zu verlassen und wird sich an deren Wandungen festheften müssen. Wahrscheinlich dürfte auch die in Fig. 7 (Taf. XXVIII) abgebildete Larve aus einem solchen Embryo hervorgegangen sein, der sich nicht rechtzeitig aus dem Follikel zu befreien vermocht hatte. Als dieser endlich bei der

weiteren Vergrösserung des Rumpfes gesprengt wurde, reichte die Kraft des Ruderschwanzes, der auffallender Weise sich erhalten hatte, nicht mehr aus, um das Ausschwärmen des jungen Thieres zu ermöglichen, und daher erfolgte die Festsetzung an der Peribranchialwand resp. an einem Trabekel.

Auch bei Eiern, die sich im freien Wasser furchen und entwickeln, kommt es zuweilen vor, dass der geschwänzte Embryo den Follikel nicht durchreissen kann, und dass dennoch die Metamorphose sich vollzieht. Es fällt daher das freischwimmende Larvenstadium hier völlig aus. Das hat auch Castle gelegentlich bei *Ciona intestinalis* beobachtet, und bei *Molgula Manhattensis* soll das die Regel sein, denn nur ausnahmsweise schlüpfen freischwimmende Larven bei dieser Ascidie aus (Castle). Für die Ausbreitung der Art kommt aber das Fehlen eines freibeweglichen Larvenstadiums hier weniger in Betracht, weil schon die im Meere flottirenden Eier und Embryonen durch Strömungen und Wellen nach den verschiedensten Richtungen hingetragen werden. Allerdings geschieht in diesen Fällen die Ausbreitung der Keime völlig plan- und ziellos, und wo die Eier zufällig gerade niederfallen, bildet sich dann die Ascidie aus, wenn die äusseren Bedingungen an dieser Stelle günstig sind. Die freischwimmende und zwar willkürlich sich bewegende, mit Sinnesorganen ausgestattete Larve wird dagegen in der Lage sein, gewisse für die Festsetzung ungeeignete Orte zu vermeiden. Ich denke natürlich nicht daran, der Larve die Fähigkeit zuzuschreiben, zu überlegen, ob diese oder jene Stelle für die Befestigung vortheilhafter ist oder nicht, aber es lässt sich auch so ganz leicht verstehen, dass die Larve gerade die Orte zur Festsetzung findet, die besonders geeignet sind. Von grosser Bedeutung ist dabei sicher die hohe Lichtempfindlichkeit der Larve, die durch das Vorhandensein des Larvenauges bedingt ist. Castle unterscheidet positiv (*Botryllus*) und negativ phototactische (*Ciona, Amaroucium*) Larven, die entweder das Tageslicht aufsuchen oder fliehen. Obwohl bisher rationelle, darauf gerichtete Untersuchungen an Ascidien so gut wie ganz fehlen, dürfen wir doch als wahrscheinlich annehmen, dass die Larven bestimmter Spezies eine bestimmte Lichtstärke bevorzugen und dieser zustreben. Die auf ein helles Licht abgestimmten Larven werden daher im ganz seichten Wasser sich aufhalten und auch festsetzen, während die Larven, die „negativ phototactisch" sind, die tieferen Schichten aufsuchen müssen. Individuelle Verschiedenheiten werden hierbei einen weiten Spielraum bieten, und dass sie in der That vorhanden sind ergiebt ein Vergleich meiner Beobachtungen mit denen Castle's. Dieser Forscher fand, dass an der amerikanischen Küste des Atlantis (Narragansett Bucht) die *Ciona*larven als „negativ phototactisch" in der Tiefe, die *Botryllus*larven als „positiv phototactisch" im seichten Wasser sich aufhalten. Ich hatte vor Jahren im Triester Hafen lange vergeblich nach winzigen *Botryllus*-Stöckchen gesucht, bis ich sie — natürlich nur während und unmittelbar nach der

Zeit der Geschlechtsreife — am Cellulosemantel der *Ciona* festgeheftet überall antraf. Es besteht also bei Triest kein Gegensatz im Verhalten der beiden Larvenarten zum Licht.

Nur diejenigen Larven, die mehrere Tage freischwimmend verharren, werden im Stande sein, weitere Strecken zu durchmessen nnd an weit entfernten Orten sich festzusetzen. Dabei wird die passive Fortbewegung durch Strömungen von grösserer Bedeutung sein als die active Eigenbewegung. Denn diese fand ich stets nur ziemlich unerheblich. Wie schon die älteren Autoren (Milne-Edwards) bemerkt haben, schwimmen die Ascidienlarven in einer an die Kaulquappen erinnernden Art und Weise. Aehnlich wie die Appendicularien, durchmessen sie in einem Zuge nur kleine Strecken, um alsbald zu pausiren und dann wieder die Bewegung aufzunehmen. Die Larven verschiedener Ascidienarten unterscheiden sich zuweilen ziemlich auffällig in der Art des Schwimmens. Diese ist abhängig von der Länge und Breite des Ruderschwanzes und nicht minder von der Grösse und der Gestalt des Rumpfes. Wo dieser an Volumen ganz besonders überwiegt erfolgt die Bewegung mehr stoss- oder ruckweise und kann im Ganzen genommen nur als eine langsame bezeichnet werden. Ziemlich gewandt, an *Amphioxus*-Larven erinnernd, schwimmt die *Ciona*-Larve; rascher noch bewegt sich die völlig intacte Larve der *Clavelina*.

Die Larven, die sehr bald nach dem Verlassen des Follikels sich festsetzen, werden grössere Strecken nicht zu durchwandern vermögen. Im Allgemeinen gilt das für die Synascidien, deren Larven in der Regel auf einer sehr hohen Ausbildungsstufe die Follikelhülle sprengen. Da bei diesen Ascidien die Entwickelung des Embryos im Mutterthiere vor sich geht und daher eine Ausstreuung der Eier nicht stattfindet (vergl. oben p. 679 u. fg.), entwickeln sich die Tochterthiere fast immer in der nächsten Nähe der elterlichen. Das hat den Vortheil, dass ein günstiger Platz, an dem sich einmal einige Synascidien angesiedelt haben, nach Möglichkeit ausgenutzt und reich bevölkert werden kann. Im Gegensatz dazu werden die mit dem Plankton treibenden Eier der meisten Monascidien weithin ausgestreut und laufen leichter Gefahr, an so ungünstige Stellen zu gelangen, dass ihre Weiterentwickelung unmöglich wird.

Ich habe schon oben (p. 830) bemerkt, dass gelegentlich manche Larven der *Clavelina* die Peribranchialräume des Mutterthieres überhaupt nicht verlassen, sondern in diesen sich festsetzen und weiter bilden, und das wird gewiss bei Synascidien viel häufiger vorkommen, als es bisher beobachtet oder wenigstens beschrieben worden ist. So bemerkte ich ausnahmsweise festsitzende Larven in der gemeinsamen Cloakenhöhle eines Stockes der *Diplosoma Listeri*, und Lahille (1890) fand junge Larven, die ihre Metamorphose vollendet hatten, im Cellulosemantel der *Diplosomoides* (*Leptoclinum*) *Lacazei* stecken. Auch bei *Didemnum*arten scheint ein ähnliches Verhalten gelegentlich vorzukommen. In allen

Erklärung von Tafel XXXI.

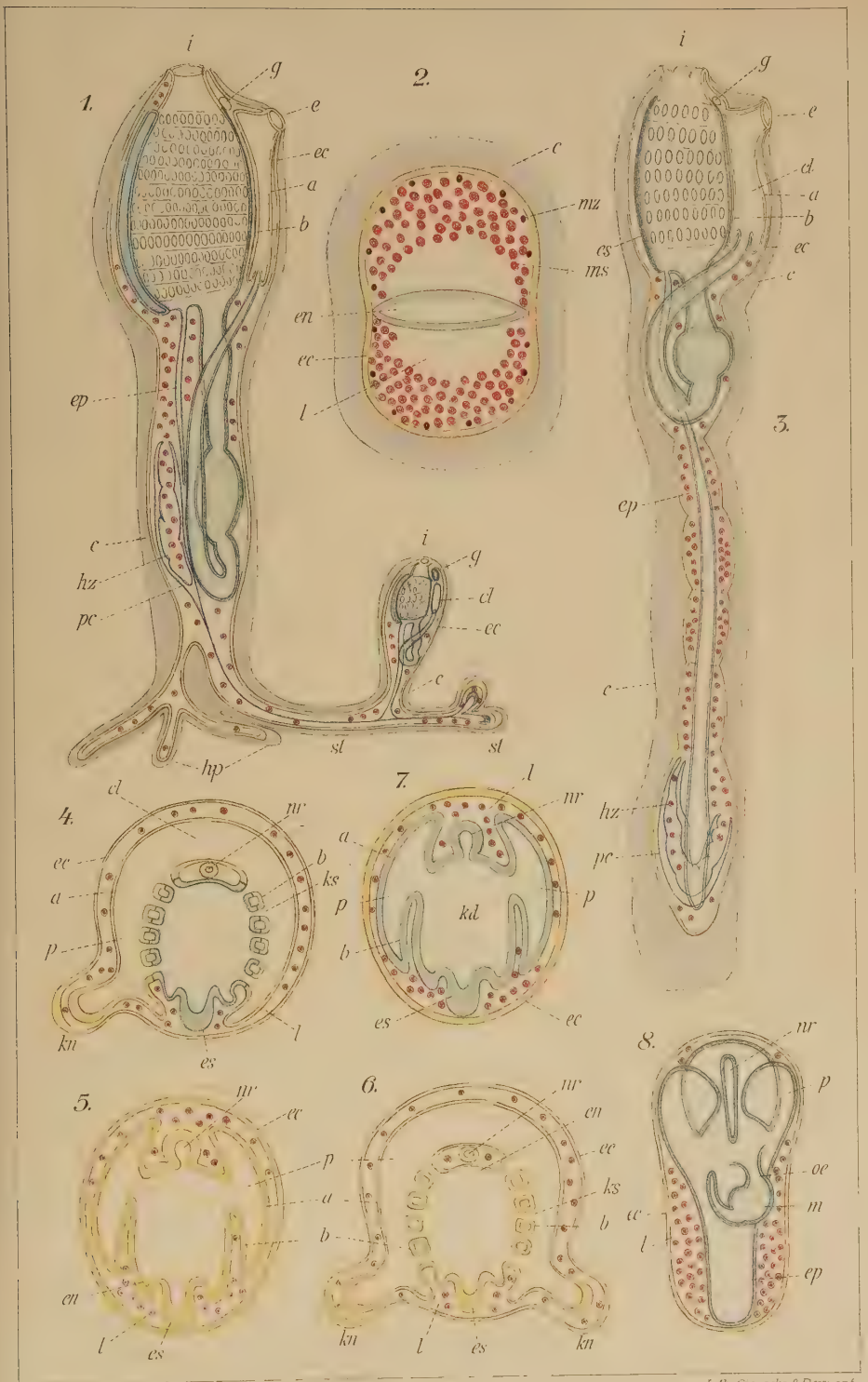
Ascidien.

Fig.

1. Schematische Darstellung der stolonialen Knospung (*Clavelina*); aus dem befruchteten Ei entstandenes Thier (Oozooit) mit Stolo und Knospen verschiedenen Alters.
2. Schematischer Durchschnitt durch ein in Theilung begriffenes Postabdomen einer Polyclinide oder durch einen Stolo.
3. Schematische Darstellung einer Polyclinide, die sich zur Theilung resp. Knospung anschickt.
4. Schematischer Durchschnitt durch ein die erste Knospe *(kn)* bildendes Oozooit von einer Botryllide. (Im Gegensatz zu Pizon ist angenommen, dass die Peribranchialwände ektodermal sind.)
5. Schematischer Durchschnitt durch ein vorgerücktes Stadium der ersten Knospe.
6. Schematische Darstellung einer folgenden, durch Knospung entstandenen Botrylliden-generation mit zwei paarig auftretenden Knospen *(kn)*.
7. Schematischer Durchschnitt durch eine ältere Knospe, die stolonial oder aus dem Oozooit einer Polyclinide entstanden ist.
8. Schematische Totaldarstellung einer ähnlichen Knospe, von der Dorsalseite aus gesehen.

In allen Figuren sind die drei Keimblätter mit verschiedenen Farbentönen gedeckt; gelb: das Ektoderm, blau: das Entoderm, roth: das Mesoderm.

Die Buchstabenbezeichnungen sind aus der der Tafel VII vorgedruckten Erklärung zu ersehen.



Lith. Giesecke & Devrient

Erklärung von Tafel XXXII.

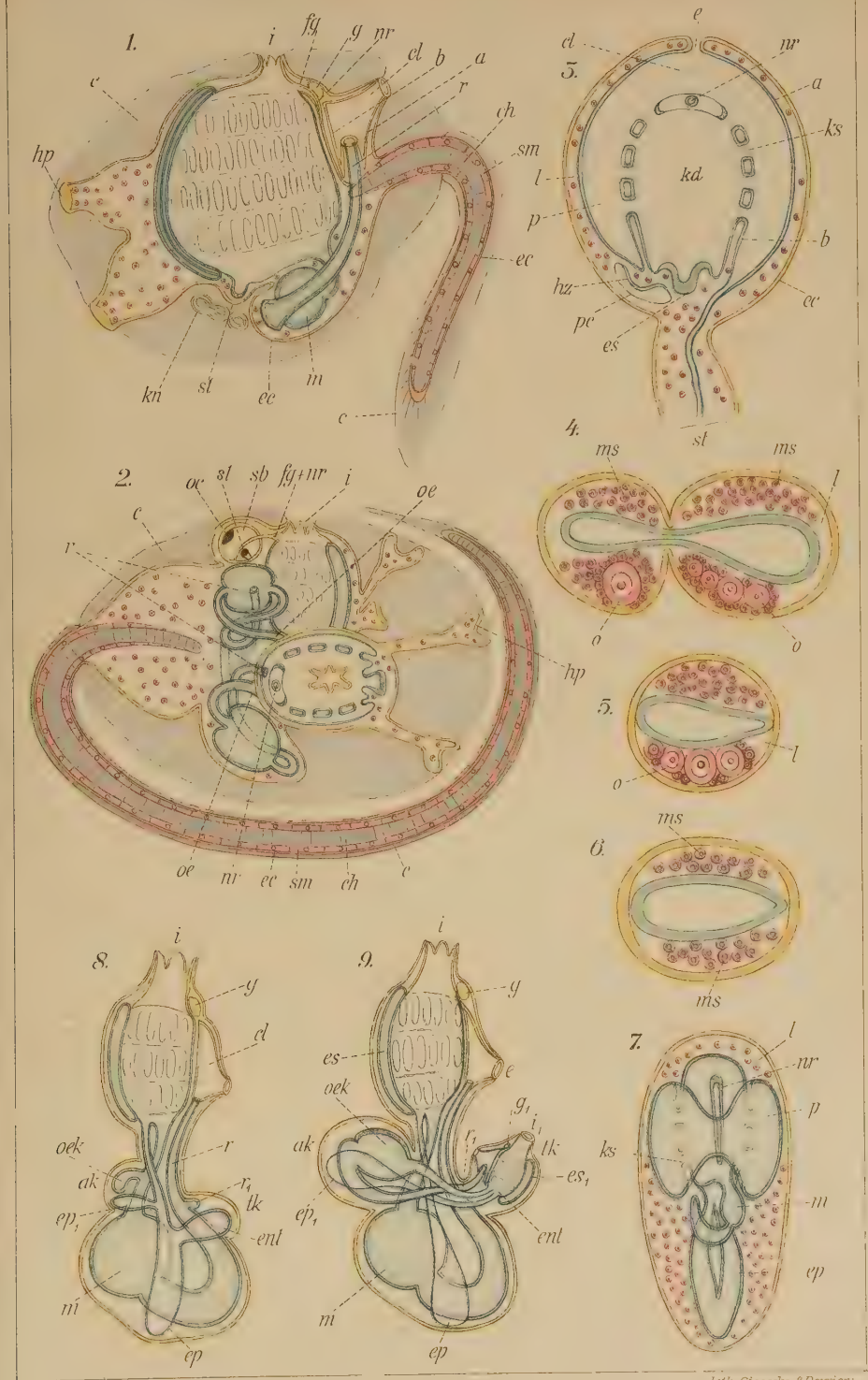
Ascidien.

Fig.

1. Schematische Darstellung einer geschwänzten Distomiden- (*Distaplia*-) Larve mit ventralen Knospen, die sich am Stolo prolifer (Epicard) ablösen.
2. Schematische Darstellung einer sog. Zwillingslarve einer Diplosomide. Das noch geschwänzte Oozooit trägt eine Sinnesblase; die Primärknospe ist sonst fast gleich weit entwickelt. Magen und Recta der beiden Thiere stehen durch je einen Verbindungsgang (einfach blau contourirt angedeutet) im Zusammenhang. (Unter Zugrundelegung der Darstellung Caullery's gezeichnet.)
3. Schematische Darstellung der Knospenbildung am Stolo prolifer einer *Perophora*.
4. Theilung einer dreiblätterigen, frei im Cellulosemantel liegenden Knospe aus einem geschlechtsreifem *Distaplia*-Stock. (Halbschematisch.)
5. Eine jüngere *Distaplia*-Knospe aus demselben Stock. (Halbschematisch.)
6. Eine von der geschwänzten Larve abgeschnürte *Distaplia*-Knospe. (Halbschematisch.)
7. Ein beträchtlich weiteres Knospenstadium einer Distomide. (Schematische Darstellung.)
8. u. 9. Schematische Darstellung der sog. ösophagealen Knospung der Didemniden und Diplosomiden. Es ist angenommen worden, dass ein aus dem Ei entstandenes Thier in die Knospenbildung eintritt. Die beiden aus dem Darm des Mutterthieres entstehenden Ausstülpungen und der aus diesen hervorgegangene Theil des Darmes der Knospe sind ganz mit schwachem blauem Ton gedeckt; der aus dem mütterlichen Epicard abstammende Theil des Tochterthieres ist nur scharf contourirt.

Farbenbedeutungen wie in Tafel XXXI. Ausser den der Tafel VII vorgedruckten Buchstabenbezeichnungen gelten noch die folgenden:

ak = Abdominalknospe.
ent = Entoderm der Thoracalknospe am Epicard.
kn = Knospe.
oek = Oesophagealausstülpung des Mutterthieres, die zum Magen, zu einem Theil des Intestinums und Oesophagus der Knospe wird.
st = Statolith.
tk = Thoracalknospe.
ep_1, es_1, g_1 und i_1 bedeuten Epicard, Endostyl, Ganglion und Ingestionsöffnung der Knospe.
r_1 ist die Rectalausstülpung des Mutterthieres und das Rectum der Knospe.



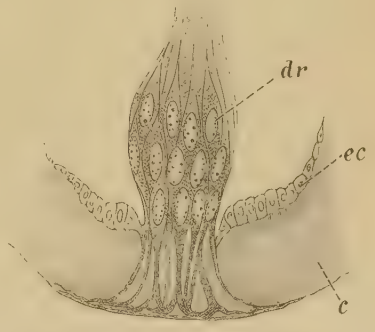
Lith. Giesecke & Devrient.

diesen Fällen fügen sich dann diese einzelnen, aus befruchteten Eiern entstandenen Individuen (Oozooide) mehr oder minder innig zwischen die Knospenthiere (Blastozooide) ein und betheiligen sich an dem Aufbau des Ascidienstockes, zu dessen Vergrösserung sie weiterhin um so mehr beitragen, als sie später ja selbst mit der Knospenbildung beginnen. Aehnliche Beobachtungen sind auch noch bei manchen anderen Synascidien gemacht worden, und es wird auf diese noch später (vgl. Einleitung zum XV. Capitel) eingegangen werden müssen. In allen derartigen Stöcken lassen sich die verschiedenen Gruppen, die in letzter Instanz immer nur auf eine Larve zurückzuführen sind, nicht mehr auseinander halten, und der ganze Stock erscheint wie ein völlig einheitlicher Cormus. Ich habe oben (p. 175) zwischen einem wahren Cormus und Aggregationen unterschieden; die soeben angeführten Beispiele zeigen uns, dass es in gewissem Sinne auch Uebergangsformen zwischen diesen beiden Typen giebt. Nichtsdestoweniger wird an dieser Eintheilung festzuhalten sein.

Uebrigens giebt es auch Monascidien, deren Larven gelegentlich ihre Metamorphose ganz im Mutterthiere vollenden und nicht ausschwärmen. Das habe ich z. B. zuweilen bei *Styelopsis grossularia* und *Molgula nana* beobachtet, und bei *M. echinosiphonica* soll das nach Damas sogar gewöhnlich der Fall sein.

Die Festheftung der freischwimmenden Larve geschieht durch die Haftpapillen, die wir bereits oben (p. 780) als allgemein verbreitete Organe schon bei älteren Embryonen am Präorallobus angelegt fanden. Am vollendetsten ausgebildet sind die Papillen während der Zeit, in welcher die Befestigung der Larve vor sich geht. Im Embryo und in der freischwimmenden Larve findet man fast immer das Epithel der Papille von einer allerdings zumeist nur dünnen Schicht des äusseren Cellulosemantels bedeckt, und auch bei den eben festgesetzten Larven der *Clavelina*, *Ciona* u. a. habe ich es ähnlich gesehen, so dass die Bedeutung der Papille für die Festheftung nicht ohne Weiteres einleuchtet. Bei eben festgesetzten Larven eines *Botrylloides* konnte aber Pizon nachweisen, dass die Papille aus Drüsenzellen besteht, die die Celluloseschicht durchsetzen und an der Oberfläche ein schleimiges Secret absondern (Textfig. 175).

Fig. 175.



Längsschnitt durch eine Haftpapille einer eben festgesetzten Larve von *Botrylloides prostratum*. (Nach Pizon.) *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *dr* = Drüsenzellen der Papille; *ec* = Ektodermepithel.

Ist einmal die Befestigung der Larve an einem bestimmten Gegenstand im Meer erfolgt, so scheinen die Papillen überall sich allmählich zurückzubilden. Höchstens verräth eine Verdickung des Epithels die ursprüngliche Papille.

Die freischwimmende Larve besitzt mehrere Papillen (p. 781), aber diese werden wohl kaum in der Mehrzahl der Fälle alle gleichzeitig dem Thier zur Befestigung dienen können. Häufig wird eine Papille hinreichen, wie das regelmässig bei *Ciona* der Fall ist; zwei Papillen bilden sich hier sehr rasch zurück, während die dritte, festgeheftete zwar auch das Endknöpfchen und die Borsten (p. 781) verliert, im Uebrigen aber sich erhält, verbreitert und abrundet (Kupffer). Die *Diplosoma*-, *Distaplia*-, *Didemnum*-Larven und manche andere scheinen sich aber mit allen drei saugnapfartigen Haftfortsätzen gleichzeitig zu befestigen; diese zerfallen jedoch ebenfalls sehr rasch, nachdem sie ihre Aufgabe erfüllt haben. Bei Larven, deren Schwanz noch nicht ganz eingezogen ist, haben die Saugnäpfe ihre in der Mitte des Bodens sich erhebenden Zapfen bereits verloren und sind zu einfachen, trichterförmigen Gebilden geworden; die Epithelwandungen dieser beginnen sich aufzulösen, indem zwischen den einzelnen Zellen Zwischenräume auftreten, die mit einer schleimigen Masse erfüllt sind. Diese Masse bildet die Kittsubstanz, die die Befestigung der Larve bewirkt, und Salensky ist der Ansicht, dass sie nicht eine Absonderung der Ektodermzellen darstellt, sondern das Product des Zerfalls der Zellkörper selbst ist. Einige Tage nach der Festheftung sind die Saugnäpfe vollständig geschwunden.

Da die Haftpapillen bei allen Ascidienlarven am ursprünglichen Präorallappen entstehen, geschieht die Festheftung mit dem vorderen Larvenende, und dieses muss weiterhin eine wesentliche Veränderung erfahren, wenn es zum festgehefteten hinteren Leibesende der ausgebildeten Ascidie allmählich sich ausbildet. Doch werden diese Vorgänge, die geraume Zeit nach der Festsetzung der Larve eintreten, erst im folgenden, siebenten Abschnitt dieses Capitels ihre Besprechung finden.

a. Die Rückbildungserscheinungen im Rumpfabschnitt.

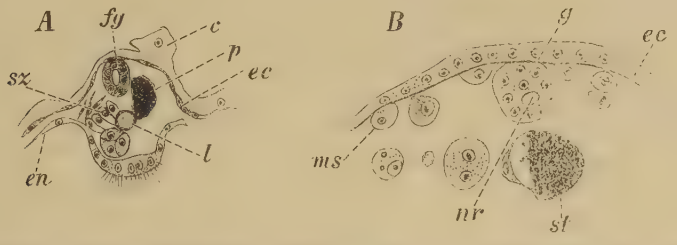
Da die regressive Metamorphose sich nicht auf die vegetativen Organe erstreckt, wird sie im Rumpfabschnitt der Larve, der zum grössten Theil vom Kiemendarm und Verdauungstractus erfüllt ist, viel weniger hervortreten als im Ruderschwanz.

Sieht man von den oben (p. 833) erwähnten Haftfortsätzen und Papillen ab, so erscheint die Rückbildung auf die Sinnesblase mit ihren Sinnesorganen und das Rumpfganglion beschränkt. Die Einzelheiten des Vorgangs sind bisher noch nicht in vollkommen befriedigender Weise festgestellt, aber es scheint mir, dass die erste Phase der Rückbildung dahin zielt, eine Auflösung der betreffenden Organe und Gewebe in die einzelnen zelligen Elemente herbeizuführen. Am deutlichsten lässt sich der Zerfall der Sinnesorgane verfolgen, weil deren Zellen so eigenartig beschaffen sind, dass sie sich längere Zeit neben und zwischen den normalen Mesenchymzellen der jungen Ascidie ziemlich leicht erkennen lassen.

Namentlich die Statolithenzelle tritt nach Auflösung der Sinnesblase als frei und isolirt in der primären Leibeshöhle liegende Zelle durch ihr Pigment scharf hervor (Textfig. 176 *B*), während die Sehzellen längere Zeit zu Gruppen vereinigt bleiben (*A*). Ziemlich bald scheint sich überall das Pigment des Auges von den Retinaelementen abzulösen.

Zunächst bleiben Seh- und Statolithenpigment in der nächsten Nachbarschaft der Flimmergrube liegen (Fig. 6, 7, 8, Taf. XXVIII); später werden sie vom Blutstrom ergriffen und in den hinteren Körpertheil transportirt, während sie in zahlreiche winzige Körnchen zerfallen. Ob diese schliesslich ganz aufgelöst werden, ist mir noch immer sehr zweifelhaft. Jedenfalls tritt zuweilen gleichzeitig mit dem Zerfall des Pigmentes der

Fig. 176.



A Schnitt durch die in Rückbildung begriffenen larvalen Sinnesorgane einer festsitzenden *Ciona*-Larve. $^{396}/_{1}$. *B* Schnitt durch dieselbe Region einer eben festgehefteten *Clavelina*. $^{396}/_{1}$. *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *en* = Entodermales Kiemendarmepithel; *fg* = Flimmergrube; *g* = Ganglionanlage; *l* = Linse; *ms* = Mesenchymzellen; *nr* = Nervenrohr; *p* = Pigment des Sehorgans; *st* = Statolithenzelle; *sz* = Sehzellen.

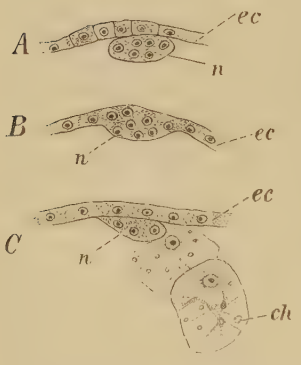
Sinnesorgane eine reichere Pigmentirung bestimmter Mesenchymzellen auf, und diese Pigmentirung schwindet später nicht wieder, sondern erhält sich dauernd auch in der vollständig entwickelten Ascidie (*Clavelina*). Das legt den Schluss nahe, dass in der That die Pigmentkörner als perennirende Zellorgane durch Theilung sich vermehren (Pizon). Inwieweit die Zellkörper der Sinnesorgane sich erhalten oder vollständig auflösen, ist ebensowenig sicher ermittelt, wie das Schicksal der Zellen der Sinnesblasenwand und des Rumpfganglions. Wenn ich früher (1882, 1884) der Ansicht war, dass diese Elemente und auch die des sich rückbildenden Ruderschwanzes sich einfach in Mesenchymzellen verwandeln und als solche lebensfähig erhalten, so darf ich jetzt meine Bedenken an der Richtigkeit dieser Auffassung nicht verschweigen. Jedenfalls ist dafür kein Beweis erbracht, dass die Elemente der zerfallenden Organe sich weiterhin noch an der Bildung von Geweben betheiligen, und für die flachen Zellen der Sinnesblase ist das auch von vornherein nur wenig wahrscheinlich. Wenn ich früher der Meinung war, dass im Besonderen die Zellen, die aus den aufgelösten nervösen Organen der freischwimmenden Larve (Nervenrohr, Sinnesblase) stammen, später das definitive Ganglion bilden, so wird weiter unten (p. 849) für dieses letztere Organ eine ganz andere Genese erwiesen werden, und es ist daher am wahr-

scheinlichsten, dass jene Zellen weiterhin vollkommen zerfallen und aufgelöst werden.

Eine Ausnahme scheint nur *Molgula ampulloides* zu bilden. Zwar hat bereits P. J. Van Beneden den einzigen Pigmentkörper, der in der Sinnesblase der Larve vorhanden ist (vgl. oben p. 798), an ziemlich der gleichen Stelle auch noch bei festgesetzten Larven beobachtet, allein das kommt auch bei allen anderen Ascidien gelegentlich vor (siehe für *Clavelina* Fig. 6, Taf. XXVIII) und beweist durchaus nicht, dass das Sinnesorgan auch später keine Rückbildung mehr erfahren könne. Neuerdings haben aber Selys-Longchamps und Damas (1900) den von ihnen als Otolith gedeuteten Körper nicht nur in den jungen festgesetzten Larven, sondern auch in ganz erwachsenen Thieren angetroffen. Bei diesen liegt er in der Neuraldrüse (glande hypophysaire) eingeschlossen und hat sein ursprüngliches Aussehen vollständig erhalten; so wie in den Larven ist er auch später tief dunkel gefärbt, annähernd kugelig und misst ungefähr 10 μ im Durchmesser.

Nach Rückbildung der Sinnesblase und der Sinnesorgane findet sich im vordersten Abschnitt der Larve nur noch die in den Kiemendarm geöffnete Flimmergrube als Rest der aus dem primären Nervenrohr entstandenen nervösen Apparate. Nach hinten zu setzt sich die Flimmergrube in den Flimmergrubencanal und in das alte Medullarrohr fort. Die anfangs so weit offene Verbindungsstelle des Medullarcanals mit der Sinnesblase hatte sich schon früher, je weiter die Rückbildung der Blase vorschritt, um so mehr verengt und endlich vollständig geschlossen. Gleichzeitig aber wurde das Lumen des Medullarrohres immer feiner, und endlich schwindet es im Bereiche des hinteren Rumpfabschnittes, dort, wo im Embryo und in der freischwimmenden Larve das Rumpfganglion sich ausdehnte, vollkommen, so dass hier nur noch ein Nervenzellstrang bestehen bleibt. Dieser Strang geht lediglich aus den Zellen hervor, die auf einem jüngeren Stadium das Lumen des Nervenrohres unmittelbar umgaben. Die Zellen des Rumpfganglions haben sich allmählich abgelöst und degenerirten, wie es scheint, sämmtlich, ohne sich in Elemente des Ganglienzellstrangs verwandeln zu können.

Fig. 177.



Drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch den Ganglienzellstrang einer jungen festgesetzten *Clavelina*. $^{267}/_{1}$.
ch = Chordazellen; *ec* = Ektodermepithel; *n* = Ganglienzellstrang, aus dem Medullarrohr entstanden.

Mehrfach habe ich gefunden, dass der Ganglienzellstrang bei ganz jungen, erst kurze Zeit festsitzenden Ascidien auf einer kleinen Strecke mit dem Ektodermepithel so vollkommen verwachsen kann, dass man, ohne Kenntniss seiner Genese, zu der Ansicht gelangen müsste, es entstehen die Zellen des

Stranges durch Wucherung vom Hautepithel aus. Textfig. 177 *B* zeigt eine solche Verwachsungsstelle, während vorn (*A*) und hinten (*C*) der Ganglienzellstrang ganz selbstständig und isolirt erscheint. Da das Nervenrohr auf früheren Stadien vom Hautepithel vollkommen abgeschnürt war, kann kein Zweifel bestehen, dass es sich um eine nachträgliche Verwachsung handelt. Ich habe auf dieses Verhalten hier deshalb besonders hingewiesen, weil Van Beneden und Julin bei *Clavelina*-Knospen den dorsalen Nervenstrang in einer ganz ähnlichen Weise mit dem Knospenektoderm verbunden sahen und daraufhin eine ektodermale Entstehung des Nervensystems auch bei der Knospenbildung angenommen zu haben scheinen.

b. Die regressive Metamorphose des Schwanzabschnitts.

Von viel grösserer Wichtigkeit als die Rückbildungen im Rumpf ist die regressive Metamorphose des gesammten Ruderschwanzes der Larve, der dadurch, trotz seiner hohen Organisation, nur den Werth und die Bedeutung eines transitorischen Larvenorgans erhält. Bei flüchtiger Beobachtung könnte es scheinen, dass der ganze Schwanzabschnitt einfach abgeworfen würde, und in der That scheint auch dieser Vorgang bei *Distaplia magnilarva* einzutreten. Wenigstens betont Salensky (1893) ausdrücklich, dass bei dieser Synascidie der Ruderschwanz nicht in den Rumpfabschnitt der Larve eingezogen wird, sondern sich aus diesem völlig herauszieht. Die Schwanzwurzel, in der die Chorda und Muskelzellen deutlich erkennbar sind, krümmt sich sehr stark bogenförmig ein und tritt dabei aus der primären Leibeshöhle heraus. Daher findet man, nachdem der Schwanz abgeworfen worden ist, in der festsitzenden Larve keine Chordazellen und Schwanzmuskelzellen mehr vor, und es fehlt im hinteren Körperabschnitt der Zellhaufe, der sonst bei allen anderen Ascidienlarven nach der Festheftung sichtbar wird.

Bei allen anderen Ascidien, vielleicht nur eine oder die andere Form ausgenommen, wird aber ausschliesslich die Cellulosemantelhülle des Ruderschwanzes abgeworfen, während alle inneren Organe — Hautepithel, Chorda, Nervenrohr, Musculatur und Schwanzentoderm — in den Rumpf übertreten und dort allmählich resorbirt werden. Das Abstossen des Cellulosemantels hatte bereits Milne Edwards (1842) bemerkt; genauer beschrieben wurde der Vorgang später von Seeliger (1884). Bei *Ciona canina* dagegen soll nach Kupffer (1870) der Cellulosemantel des Ruderschwanzes niemals abfallen, sondern in den Rumpfabschnitt einbezogen werden, so dass dadurch dessen Mantelhülle erheblich an Masse zunimmt. Sollte diese Beobachtung zutreffend sein, so müsste sich ein ähnlicher Vorgang sicher auch noch bei manchen anderen Monascidien finden (*Phallusia mammillata*?).

Die beginnende Rückbildung des Ruderschwanzes verräth sich sofort nach der Festsetzung der Larve durch eine beträchtliche Verdickung des Ektodermepithels im hintersten Schwanzende. Die niedrigen, oft ganz flachen Ektodermzellen werden beträchtlich höher und bilden am

Schwanzende eine Kappe von Cylinderepithel. Häufig findet man schon in freischwimmenden Larven an der hintersten Schwanzspitze eine Gruppe von cylindrischen Zellen (Fig. 4, Taf. XXVIII, Textfigur 162, p. 775); doch ist diese immer nur wenig umfangreich, und sie vergrössert sich erst rasch, wenn die Larve sich festsetzt (Fig. 8, Taf. XXVIII). Diese Umwandlung des flachen Epithels in ein cylindrisches schreitet von hinten nach vorn zu vor, und da der die Chorda und Musculatur umgebende Ektodermschlauch während dieses Vorgangs sich hinten nicht nur nicht verbreitert, sondern sogar verengt oder doch mindestens seinen alten Durchmesser bewahrt, stossen die cylindrisch gewordenen Ektodermzellen mit ihren inneren Enden fast aufeinander und verdrängen hier die Chorda- und Muskelzellen, indem sie sie nach vorn zu verschieben. Die Folge ist, dass diese in der Mitte des Schwanzes gelegenen Organe sich zu krümmen beginnen (*Phallusia* nach Kowalevsky). Bei *Clavelina* scheint von allem Anfang an mit der Verdickung des Epithels im Schwanzende eine Verkürzung des ektodermalen Schwanzschlauches verbunden zu sein und auf diese Weise von hinten her ein Druck auf die axialen Organe ausgeübt zu werden. Auf späteren Stadien tritt bei den Larven aller Ascidien eine solche Verkürzung des Ektodermepithels ein, und wenn auch nicht ausschliesslich, so ist sie doch zum grossen Theil dadurch hervorgerufen, dass die Zellen sich verdicken, gleichzeitig aber, bei nahezu gleichbleibendem Volumen, bedeutend verkürzen. Da, wie es scheint, in dieser Region des Ektoderms Zelltheilungen nach der Festsetzung nicht mehr eintreten, verwandelt sich allmählich der langgestreckte, aus platten Zellen bestehende Ektodermschlauch des Ruderschwanzes in eine buckelförmige Hervorragung verdickten Epithels und zieht sich dabei vollständig aus der Cellulosemantelscheide heraus. (Fig. 6, Taf. XXVIII, Textfigur 178.)

Auf den verschiedenen Stadien der Verkürzung zeigt der Schwanzanhang eine sehr wechselnde Gestalt, und zwar sind häufig die individuellen Verschiedenheiten bei Larven derselben Species sehr bedeutend, wie ich das besonders bei *Clavelina* angetroffen habe. Hier besteht oft das ektodermale Schwanzepithel längere Zeit als einfacher oder in zwei Abschnitte unvollkommen gesonderter Zapfen, aus dem die Chorda und Musculatur sich bereits zurückgezogen haben (Textfig. 178).

Während die flachen Ektodermzellen zu cylindrischen oder prismatischen sich verwandeln, vollziehen sich auch in ihrem Plasma gewisse Veränderungen. Es bilden sich in den Zellen „runde, zuweilen auch eckige, stark lichtbrechende Körper, welche die ganze Zelle erfüllen und um deren Kern gelagert sind; diese Zellen bekommen das so charakteristische Aussehen wahrer Körnchenkugeln der Muscidengruppe, obgleich hier keine Phagocytose anderer Gewebe, sondern eine einfache Concentrirung der Zellensubstanz von einer grösseren Fläche auf eine bedeutend kleinere und gedrungenere vor sich geht; vielleicht sind doch einige Theile der Epithelzelle so fest geworden, so specialisirt, so an

gewisse Functionen angepasst, dass sie sich nicht mehr einfach in Plasma der Zelle verwandeln, mit derselben nicht mehr verschmelzen können und in dieselbe als feste Stücke fallen, die nun verdaut werden müssen oder noch weiteren Metamorphosen unterliegen" (Kowalevsky).

Die Verkürzung des ektodermalen Hautrohrs ist nicht nur durch die Verdickung und Verkürzung der einzelnen Zellen hervorgerufen worden, sondern beruht zum Theil auch darauf, dass eine Anzahl Elemente aus dem Epithelverband sich ablösen und entweder in die primäre Leibeshöhle oder in den Hohlraum des Schwanzmantels hineinfallen, der durch das Herausziehen des Schwanzes aus der Cellulosehülle entstanden ist. Im letzteren Fall haben die Ektodermzellen für die junge Ascidie keinerlei Bedeutung mehr, während sie in der primären Leibeshöhle wahrscheinlich alle nach und nach zerfallen und als Nährmaterial Verwendung finden.

Die letzte Phase der Rückbildung des ektodermalen Schwanzepithels hat zuerst Kowalevsky (1892) für *Phallusia* beschrieben. Auch bei *Clavelina* sollen ähnliche Vorgänge eintreten, ob sie aber allgemein bei Ascidien vorkommen, ist mir sehr zweifelhaft. Nachdem das bedeutend verdickte Epithel zu einer buckelförmigen Hervorragung sich verkürzt hat, beginnt es, ähnlich wie ein Handschuhfinger, sich nach innen einzustülpen, so dass schliesslich das ganze Schwanzepithel in den Rumpfabschnitt hineinragt. Kowalevsky hat diese zapfenförmige Einstülpung als „Endsack" bezeichnet und beobachtet, dass dieser Endsack von der Haut sich vollkommen abschnürt und zu einem Bläschen wird, das lange Zeit neben den in Rückbildung begriffenen Muskel- und Chordazellen liegen bleibt. Das Bläschen verwandelt sich in einen soliden Zellhaufen, dessen Elemente fettig degeneriren, und der endlich ganz zerfällt und resorbirt wird.

Der Cellulosemantel des Ruderschwanzes, aus dem sich das Ektodermepithel und die von diesem umhüllten Organe wie aus einer Scheide zurückgezogen haben, sitzt dem mächtig verdickten Mantel des Vorderabschnittes lange Zeit als ein ziemlich umfangreicher Fortsatz auf. Die Verbindung wird immer dünner und feiner (Textfig. 178), und endlich löst sich das ursprüngliche Schwanzstück ab und zerfällt allmählich. Schon vorher hat sich seine Gestalt verändert, indem das seitlich comprimirte flossenförmige Gebilde in ein mehr schlauch- oder cylinderförmiges überging. Dass bei manchen Ascidienlarven die Cellulosemantelscheide des Ruderschwanzes nicht abgeworfen, sondern in den Mantel der jungen Ascidie einbezogen wird, ist oben (p. 837) bereits angedeutet worden.

So wie das Ektodermepithel des Schwanzes aus der Mantelscheide, ziehen sich die inneren Schwanzorgane aus der Ektodermscheide heraus, um ganz frei in die primäre Leibeshöhle des Rumpfes zu liegen zu kommen. Dabei bleiben Chordastrang, Nervenrohr und Musculatur zunächst miteinander eng verbunden und krümmen sich in genau der gleichen Weise spiralig ein. Kupffer führte diesen Vorgang darauf zurück, dass die Schwanzmuskeln und Chordascheide einer „Fettentartung"

verfallen, „wobei der Zusammenhang der Elemente gelockert wird und der Axenstrang infolge der Lockerung der umgebenden Theile zusammenschnurrt". Die Chorda zieht sich spiralig oder wellig zusammen, und zwar beginnt die Krümmung am Hinterende und schreitet allmählich von hinten nach vorn zu vor. Weitaus am genauesten ist die Darstellung

Fig. 178.

Festsitzende *Clavelina*-Larve mit spiralig eingerolltem Ruderschwanz. Nur der vordere Theil des lose am Thiere haftenden Schwanzmantels ist in die Figur eingetragen worden. $^{95}/_{1}$. *c* = Cellulosemantel; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermepithel; *ed* = Enddarm; *ep* = Epicard; *f* = Flimmerbogen; *h* = Haftfortsätze; *hz* = Herzhöhle; *l* = primäre Leibeshöhle; *m* = Magen; *n* = Nervenstrang oder Ganglienzellstrang.

Kowalevsky's über die Rückbildung des Ruderschwanzes bei *Phallusia*, und hier soll die korkzieherähnliche Aufrollung besonders am vorderen Schwanzende hervortreten. Das ist auch häufig bei *Clavelina* der Fall, aber nicht immer, denn zuweilen bleibt gerade der Vordertheil mehr gestreckt, während der hintere sich in enge Windungen legt (vgl. Fig. 8, Taf. XXVIII, mit Textfigur 178).

Die Einrollung und Rückbildung der Chorda geschieht wohl nie in so einfacher Weise, als Kupffer angenommen hatte. Bei *Phallusia*, bei der, wie bei *Ciona*, die Chordaaxe von einer homogenen, gallertartigen Chordasubstanz eingenommen wird, während peripher die protoplasmatische Substanz mit den Zellkernen nach Art einer Chordascheide liegt, vollzieht sich während der Verkürzung und Spiralrollung der Chorda in Bezug auf die Anordnung der Chordazellen gleichsam eine Rückkehr auf ein früheres Embryonalstadium. Denn so wie auf diesem besteht auch die spiralig eingerollte Chorda lediglich aus einer Zellreihe. Während die homogene

Chordasubstanz vollkommen schwindet und die ganze Chorda sich verkürzt, vergrössert sich das die Kerne führende Plasma der Chordascheide und füllt die von der homogenen Substanz vordem eingenommene Chordaaxe nach und nach völlig aus. Gleichzeitig erhält das Plasma zahlreiche grobkörnige Einschlüsse, und die einzelnen Zellkörper sondern sich durch scharfe Grenzen voneinander ab. Bei *Clavelina*, bei der die protoplasmatischen Chordazellreste mit den Kernen als dünne Scheiben zwischen der homogenen Chordasubstanz stets in einreihiger Anordnung bestehen blieben, wird das eben für *Phallusia* beschriebene Endstadium auf einfacherem Wege erreicht. Die Plasmascheiben, in denen die Kerne liegen, vergrössern sich in dem Masse, in welchem die homogene Chordasubstanz sich rückbildet, und stossen schliesslich aneinander, so dass eine einfache Reihe kurzcylindrischer Zellen entsteht. Die Zellkörper führen in ihrem hellen Plasma zum Theil recht grosse, kugelähnliche oder scheibenförmige, feste Einschlüsse, deren Auftreten mit der Resorption und Umbildung der homogenen Substanz im Zusammenhang zu stehen scheint.

Wenn die Chorda sich vollständig eingerollt und in den Rumpf zurückgezogen hat, geht die reihenförmige Anordnung der Chordazellen wieder verloren; der Zellverband lockert sich, die einzelnen Elemente verschieben sich gegeneinander und bilden mit den desaggregirten Muskelzellen einen festen oder lockeren Zellhaufen. An die Chordazellen legen sich amöboide Mesenchymzellen an, dringen als Phagocyten in die Plasmakörper ein, um sie allmählich zu resorbiren. Ueber die Art und Weise, wie die Chordazellen zerstört und aufgelöst werden, fehlen bisher genauere Angaben.

Wie oben erwähnt wurde, erfährt die Schwanzmusculatur genau die gleichen Veränderungen wie die Chorda, indem sie sich gleichzeitig mit dieser verkürzt, spiralig einrollt, in den Rumpf zurückzieht und dort in die einzelnen Zellen zerfällt, die neben den Chorda- und Ektodermelementen im Zellhaufen sich finden. Es scheint, dass die Muskelzellen der völligen Auflösung am längsten widerstehen, denn Salensky (1893) konnte sie bei jungen *Fragarium* und *Amaroucium* noch in der dritten Woche nach der Festsetzung der Larve und nach dem Beginn der Rückbildung des Ruderorgans im Rumpf unterscheiden. Während der Rückbildung der Muskelzellen gehen Veränderungen im Kern vor sich. In der noch thätigen Zelle ist der Muskelkern ziemlich hell und führt eine grössere Anzahl leicht färbbarer Körnchen; nach der Einziehung der Muskelbänder ist er grösser und erscheint wie ein helles Bläschen oder eine Vacuole, in der ein grosser, sich tief färbender Nucleolus liegt (*Phallusia*). Kowalevsky glaubte zunächst, „in diesen Kernen in die Muskelzelle eingewanderte Mesodermzellen zu sehen, so fremdartig scheinen sie zu sein, und sie erinnern auch wirklich an eine Mesodermzelle mit ihrem dunklen Kerne“. Die Zellkörper selbst verändern inzwischen sehr merklich ihre Gestalt; die äussere Fibrillenschicht faltet sich in zwei oder meistens drei Abschnitte, und einzelne Mesenchymzellen legen sich an

sie an. Um eine Muskelzelle findet man eine, zwei und auch vier Mesodermzellen, die aber alle nur oberflächlich liegen bleiben und in das Innere des Zellkörpers nicht einzudringen scheinen. Kowalevsky glaubt daher, dass die als Phagocyten thätigen Mesenchymzellen, im Gegensatz zu den Leukocyten der Muscidenlarven, die Muskelzellen niemals in Stücke zersprengen und diese unmittelbar fressen, sondern sie nur allmählich auflösen und das verflüssigte Material nach und nach aufsaugen.

Die Zellen des caudalen Nervenrohres sieht man lange Zeit, nachdem bereits der ganze Ruderschwanz vollständig sich eingerollt hat, zwischen den Muskelzellen und der Chorda liegen. Ihr Verband hat sich gelockert, und das allseitig scharf umgrenzte centrale Lumen ist nicht mehr vorhanden. Es scheint, dass einzelne Zellen vom Blutstrom erfasst und an entferntere Orte hintransportirt werden können, bis sie endlich vollständig zerfallen.

Das Schwanzentoderm hat sich von allen Organen zuerst in die einzelnen Elemente aufgelöst. Schon in der freischwimmenden Larve kann man gelegentlich die einzelnen Zellen vollständig isolirt beobachten. Bei der Aufrollung des Schwanzes treten sie alle rasch in den Rumpf über und flottiren, wenigstens theilweise, frei in der Flüssigkeit der primären Leibeshöhle. Ihr schliesslicher Zerfall und ihre Resorption sind bisher ebensowenig sicher verfolgt worden, wie die gleichen Vorgänge bei den Nervenzellen, da diese Elemente sich von den Mesenchymzellen nicht ganz leicht und bestimmt unterscheiden lassen. —

Wenn ich hier im Gegensatz zu meinen früheren, viele Jahre zurückliegenden Ausführungen (1884) die Zellen nicht nur der im Rumpf gelegenen (p. 835), sondern aller larvalen, einer Rückbildung anheimfallenden Organe allmählich desorganisiren und zerfallen liess, so fehlen, wie ich ja auch in der Beschreibung angedeutet habe, dafür bisher vielfach die Beweise. Ich halte es auch durchaus nicht für ausgeschlossen, dass manche der aus den zerfallenden Organen stammenden Zellen in der That als Mesenchym- oder Blutzellen sehr lange Zeit, vielleicht das ganze Leben der Ascidie hindurch, sich erhalten; aber ich glaube jetzt nicht mehr, dass diese Elemente sich in irgend einer directen Weise am Aufbau neuer Organe in der Ascidie betheiligen. Anders scheint es freilich bei der Rückbildung der ganzen ersten Oozooide mancher stockbildenden Ascidien zu sein. Denn hier fand Salensky, dass zahlreiche Zellen des rückgebildeten Thieres lebens- und entwickelungsfähig bleiben und in die durch Knospung entstandenen Tochterthiere übergehen (vgl. weiter unten das XV. Capitel).

Ich habe oben (p. 838) angedeutet, dass die Aufnahme des Ruderschwanzes in den Rumpfabschnitt damit beginnt, dass das Ektodermepithel

am hintersten Ende sich verdickt und Chorda und Musculatur nach vorn schiebt. Der Vorgang der spiraligen Einrollung lässt sich mechanisch dadurch sehr wohl verstehen, dass die sich activ verkürzende Ektodermscheide von hinten her auf die Chorda und die sie unmittelbar umgebenden Gewebe einen Druck ausübt, sie nach vorn schiebt und — wenn das vordere Chordaende fest an seiner Stelle bleibt — zur Spirale zusammendrückt. Ob wirklich die beschriebenen histologischen Veränderungen in den Geweben des Schwanzes directe Folgen des auf sie einwirkenden Druckes sind, ist freilich mehr als zweifelhaft, aber immerhin wird man meines Erachtens die Bedeutung der Verkürzung des Ektoderms für die regressive Metamorphose des Ruderorgans nicht ganz gering anschlagen dürfen.

Einen ganz andern Standpunct nimmt Salensky (1895) ein. Ihm scheint es viel natürlicher, anzunehmen, dass die Musculatur des Schwanzes bei dessen Zusammenziehung die wichtigste Rolle spielt, „und dass die Veränderungen, die man in den Ektodermzellen bei der Einziehung des Schwanzes wahrnimmt, nicht die Ursache dieser Einziehung, sondern ihre Folgen darstellen". Die Contractionen der vordersten, noch im Rumpf gelegenen Schwanzmuskeln sollen zunächst eine Krümmung des vorderen Chordaendes und der benachbarten Muskelbänder zur Folge haben und später zur Spiraleinrollung führen. Da das hinterste Chordaende mit dem Ektodermepithel verwachsen ist, bewirkt die Verkürzung der Chorda eine Zusammenpressung der flachen Ektodermzellen und deren Umwandlung zu cylindrischen Elementen. Je weiter die Contraction der Muskelplatten vorschreitet, desto mehr verkürzt sich auch das Hautepithel des Schwanzes, bis es endlich ganz in den Rumpf einbezogen ist.

Dass die active Verkürzung des Schwanzepithels nicht alle Erscheinungen der Rückbildung erklärt, ist gewiss. So kommt es z. B. vor, dass sich die inneren Schwanztheile vollkommen selbstständig aus der Ektodermhülle herausziehen, und dass das hinterste Ende der eingerollten Chorda vom verdickten und verkürzten Schwanzektoderm ziemlich entfernt liegt (Textfig. 178). Druck des Hautepithels allein könnte also eine derartige Spiralfigur nicht hervorrufen, und hier müssen in erster Linie solche Kräfte wirksam gewesen sein, die den korkzieherartig gewundenen Organen selbst zukommen. Wenn in diesem Sinne sicher auch die histologischen Veränderungen, die die Chorda betrafen, so im Besonderen die Schrumpfung der homogenen Chordasubstanz, wirksam sein könnten, so möchte ich doch auch, wie Salensky, der Musculatur eine gewisse Bedeutung zuerkennen. Solange allerdings, und das hat Salensky übersehen, die beiden Muskelbänder intact sind und ein jedes als Ganzes wirkt, können sie eine spiralige Einrollung nicht hervorrufen. Das beweisen die Bewegungen der freischwimmenden Larve, die ja als Folgen der Muskelthätigkeit sich einstellen. Wenn aber die Muskelbänder in einzelne Partien und Zellen sich aufzulösen beginnen, werden die einzelnen Theile völlig selbstständige und voneinander unabhängige Contractionen ausführen

und, wenn sie mit der Chorda fest verbunden bleiben, diese in complicirter Weise krümmen können.

7. Die Entwickelung der festgehefteten Larve zur ausgebildeten Ascidie.

In diesem Abschnitt sollen die letzten Stadien der Ausbildung der verschiedenen Organe behandelt werden. In der festgehefteten Larve fanden wir fast alle Organe, die die voll entwickelte Ascidie besitzt, bereits angelegt und zum Theil auch schon so weit entwickelt, dass sie nur noch unbedeutende Veränderungen, im Besonderen histologischer Art, durchzumachen haben, um die Endform zu erreichen. Auf diese ganz speciellen Umbildungen wird aber hier nicht näher eingegangen werden; nur die wichtigeren Entwickelungsvorgänge, besonders die Ausbildung der Kieme und in erster Linie das Auftreten neuer Organe, wie z. B. der Geschlechtsorgane, sollen besprochen werden.

a. Die Entwickelung der Körperform und des Hautepithels.

Die Veränderungen, die die äussere Körperform nach der Festsetzung der Larve erfährt, werden hauptsächlich durch neue Faltenbildungen, durch Wachsthum und Umlagerung der älteren embryonalen oder larvalen Fortsätze des Ektodermepithels hervorgerufen. Verdickungen des Cellulosemantels, die entweder ziemlich gleichmässig die ganze Mantelschicht oder besonders diese oder jene Stelle betreffen, sind ebenfalls für die endgültige Körperform von Wichtigkeit. Da aber die Cellulosemantelbildung auf den späteren Stadien in genau der gleichen Weise vor sich geht, wie auf jüngeren, kann hier ohne Weiteres auf die bereits oben (p. 785 fg.) gegebene Beschreibung verwiesen werden.

Die auffallendsten unter den Umbildungen der ektodermalen Leibeswand erklären sich daraus, dass sich die Larve mit ihrem Vorderende festheftet, und dass der hier sich ausbreitende Präorallappen mit seinen Haftpapillen in der entwickelten Ascidie das hintere Körperende darstellt. Da beim Embryo und bei der freischwimmenden Larve der Mund unmittelbar hinter dem Präorallappen, in der ausgebildeten Ascidie aber in weiter Entfernung von ihm, am gegenüberliegenden freien Ende sich findet, muss der eigentliche, die Eingeweide führende Ascidienkörper sich gegen den ursprünglichen Präorallappen um nahezu 180° drehen. Dieser Vorgang wurde zuerst eingehend durch Seeliger (1884) für *Clavelina* beschrieben und ist später von Willey und anderen bestätigt worden. Bei Boltenien scheint die Drehung zu unterbleiben und eine bequeme Nahrungsaufnahme wird dem festsitzenden Thier dadurch ermöglicht, dass der Präorallappen zu einem langen Stiel auswächst.

Unmittelbar nach der Festheftung ist die Larve mit der Mundöffnung der Unterlage zugekehrt, während der Ruderschwanz sich frei erhebt. Indem, wie oben (p. 780) erwähnt wurde, der Präorallobus mit den Haftpapillen durch eine dem Endostyl parallel verlaufende Furche als Haft-

stolo sich abschnürt, wird die allmähliche Drehung ausführbar. Anfangs liegt der Haftstolo der ventralen Leibeswand der Larve dicht an (Fig. 4, Taf. XXVIII), und die Längsaxe des Thieres steht nahezu senkrecht auf der Unterlage. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung hebt sich die Larve immer mehr von dem am Boden befestigten Haftstolo ab; Stolo- und Larvenaxe bilden bald einen spitzen Winkel (Fig. 8, Taf. XXVIII), der sich aber rasch vergrössert, über 90° hinaus, bis nahezu 180° erreicht sind und die Mundöffnung ganz nach oben zu gerückt ist. Es dauert bei *Clavelina* gewöhnlich mehr als eine Woche, bis die Drehung vollendet und die Geradstreckung erreicht ist. Ziemlich lange sieht man die Hauptaxe des Thieres ungefähr parallel zur Unterlage verlaufen, die Bauchseite dieser letzteren zugekehrt. Dieses Verhalten zeigt auch noch die in Fig. 6, Taf. XXVIII, abgebildete Larve, obwohl bei ihr infolge der gewaltsamen Lösung vom Boden des Gefässes und durch die Conservirungsflüssigkeit die gelappten Enden des Haftstolos sich etwas nach vorn gekrümmt haben. Die Drehung der Larve kommt also nicht dadurch zustande, dass die einzelnen Organe innerhalb des Larvenkörpers Lageveränderungen erfahren und sich gegeneinander verschieben, sondern sie wird, wie nochmals hervorgehoben sei, dadurch bedingt, dass der Körper vom Haftstolo sich abhebt. Der Präorallappen des Embryos umschloss gleichsam den vordersten Abschnitt der primären Leibeshöhle des Thieres, und auch unmittelbar nach dem Auftreten der Furche, die den Präorallappen als Haftstolo abschnürt, stand dieser in weitem Zusammenhang mit dem Vorderende des Embryos. Je weiter die Furche nach hinten fortschreitet, desto weiter hinten scheint auch der Haftstolo zu entspringen, und bald rückt die Verbindungsstelle hinter das Endostylende in die Herzregion (Fig. 8), und endlich, wenn die Drehung vollendet ist, umschliesst der Haftstolo einen Theil der primären Leibeshöhle, den man ohne Weiteres als den hintersten bezeichnen muss (Fig. 6, Taf. XXVIII).

Wenn auch ein ähnlicher Vorgang der Drehung der festgesetzten Larve erst bei sehr wenigen anderen Species (z. B. *Ciona*, *Ascidia mentula*, *Phallusia*) beobachtet worden ist, so werden wir doch berechtigt sein, ihn als einen sehr wichtigen und wahrscheinlich sehr weit verbreiteten aufzufassen. Dass der Process mehrfache Modificationen des hier geschilderten Typus aufweisen muss, ist gewiss, und schon bei *Ciona* machen sich gewisse Unterschiede bemerkbar, die aber nicht das Wesentliche des Vorgangs berühren (vgl. Textfigur 84, p. 375).

Die Form und Grösse des Haftstolos zeigen im jungen, bereits gestreckten Thier nicht unerhebliche individuelle Verschiedenheiten. So sieht man den Stolo z. B. bei *Clavelina* häufig sehr lange Zeit fast ganz einheitlich, sehr umfangreich blasenförmig aufgetrieben und nur an seinem Ende, entsprechend den drei Haftpapillen, in drei kleine Aeste oder Lappen gespalten. Zuweilen sind aber diese Lappen sehr gross, so dass sie den grösseren Theil des Haftstolos bilden, und an ihren Enden kann man auch dann noch zumeist eine verdickte Epithelstelle als

Rest der alten Haftpapille erkennen. Die Lappen sind also dadurch entstanden, dass von den Papillen aus sehr tiefe Furchen in den Haftstolo einschnitten und diesen in drei Aeste zerlegten. Nicht immer sind es drei Aeste, zuweilen finden sich nur zwei, selten auch vier. Während der vierte Zweig des Stolos eine Neuausstülpung darstellt, hat sich, wenn nur zwei vorhanden sind, wahrscheinlich eine von den drei Papillen sehr frühzeitig vollkommen rückgebildet oder vielleicht überhaupt gar nicht entwickelt. In nicht mehr ganz jungen Thieren kann der eine oder andere Ast des Haftstolos sich selbst wieder zu gabeln beginnen.

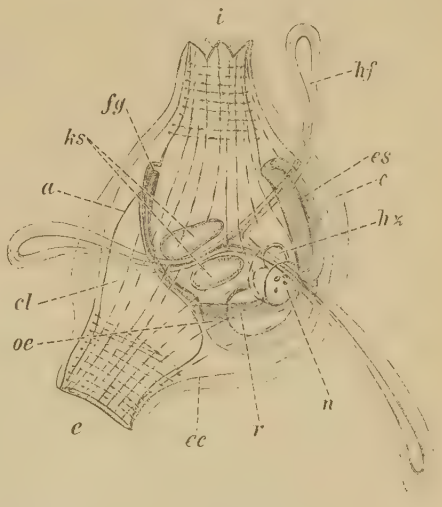
Während bei *Clavelina*, *Ciona* u. s. w. der ursprüngliche Präorallappen als Haftstolo sich erhält und auch die Haftpapillen in veränderter Form noch nachweisbar bleiben können, schwinden in den meisten Fällen die Papillen sehr bald nach der Festsetzung vollständig (vgl. oben, p. 833), und auch der Präorallobus soll in mehreren Fällen einer vollkommenen Rückbildung anheimfallen. Das müsste nach den Beobachtungen von Pizon und Lahille bei *Botrylloides rubrum*, *Polycyclus Renieri*, *Heterocarpa glomerata* der Fall sein, bei denen zahlreiche secundäre Ektodermausstülpungen peripher hervorwachsen, während der als mamelon céphalique bezeichnete Präorallappen mit seinen drei Papillen schwindet (vgl. hier Textfig. 163, p. 783).

Bei den Botrylliden werden, wie bereits oben (p. 782) angedeutet wurde, die acht lappenförmigen Ausstülpungen zu den ampullenförmigen Mantelgefässanhängen des Oozooids. Die Bedeutung der zahlreichen Lappen der *Heterocarpa*-Larve ist nicht sicher bekannt. Da nach Lacaze-Duthiers und Delage (1892) das ausgebildete Thier nur einen, sehr feinen und wenig verästelten Mantelgefässfortsatz aussendet, werden die sehr zahlreichen Lappen der festgesetzten Larve kaum sämmtlich zu diesem sich umgestalten; vielmehr scheint es, dass die Lappen eine Art Festheftungsscheibe bilden, die später allerdings wieder an relativer Grösse abnimmt. Es hätten dann die secundären Ausstülpungen der *Heterocarpa*-Larve eine ähnliche Bedeutung wie der Haftstolo mit seinen Verzweigungen bei *Clavelina*. Das legt die Auffassung nahe, nicht nur den centralen Kopflappen (mamelon céphalique) mit seinen Haftpapillen, sondern alle diese plus den Basallappen resp. den Ampullenausstülpungen bei *Heterocarpa*- und Botryllidenlarven dem gesammten Haftapparat und in letzter Linie dem Präorallappen der *Clavelina*-Larve gleichzusetzen. Dann handelt es sich bei Botrylliden und ähnlich sich entwickelnden Formen nicht um einen vollkommenen Schwund des ganzen embryonalen Präorallappens, sondern nur um eine Rückbildung von dessen centraler Partie, bei gleichzeitiger Umgestaltung und Weiterentwickelung der peripheren Zone zu Mantelgefässen oder zur gelappten Festheftungsscheibe. In derselben Weise dürften vielleicht auch die oben (p. 782) berührten Entwickelungsvorgänge der *Phallusia* zu beurtheilen sein, die von Krohn als ein vollkommener Schwund der Papillen und eine unabhängige, selbstständige Neubildung der Mantelgefässe gedeutet wurden.

Die durch Einstülpungen vom ektodermalen Hautepithel entstandenen Peribranchialbläschen mit der Cloake und die Mundbucht erfahren über das oben (p. 812 und p. 805fg.) beschriebene Stadium hinaus nur noch unbedeutende Veränderungen. Die Mundbucht ist schon vor der Festheftung der Larve in den Kiemendarm durchgebrochen, und in der jungen Ascidie vergrössert sie sich rasch und bildet bald die Lappen aus, die die Ingestionsöffnung umstellen. So wie bei freischwimmenden Larven ist auch bei den jungen festgesetzten Thieren die Mundbucht durch den Cellulosemantel vollständig verschlossen, so dass feste Nahrung kaum aufgenommen werden kann. Gewöhnlich erst viel später, nachdem die siphoartige Streckung der Branchialöffnung begonnen hat, erhält der Mantel im Centrum dieser eine Perforation, während eine dünne periphere Mantelschicht dem Mundepithel sich dicht anlegt und die Mundhöhle auskleidet. Damit erscheint im Wesentlichen das Endstadium der Entwickelung erreicht.

Die beiden ectodermalen Peribranchialeinstülpungen haben sich, wie oben (p. 810) beschrieben worden ist, bei freischwimmenden Synascidienlarven fast immer schon in der medianen Dorsalregion zum unpaaren Cloakenraum vereinigt. Bei den Monascidien vollzieht sich die Vereinigung gewöhnlich erst später, nach der Festsetzung, und dann lässt sich manchmal besonders deutlich nachweisen, wie die beiden ventralen Lippen der anfänglich getrennten Peribranchialeinstülpungen zur Bildung des einheitlichen Randes der Egestionsöffnung zusammentreten (siehe oben, p. 811). Bei weitaus der grössten Zahl Ascidien bildet sich die Egestionsöffnung vollkommen dorsal und in der vorderen Hälfte des Rumpfabschnitts (vgl. die Abbildungen auf Taf. XXVIII). Bei manchen Larven rückt sie etwas weiter nach hinten, in den Bereich der hinteren Körperhälfte hinein, und bei manchen Molguliden gelangt sie an das hinterste Ende (Textfigur 179); wenigstens ist die Oeffnung der Cloake die von der Ingestionsöffnung entfernteste Stelle im ganzen Körper. Dieses Verhalten besteht freilich immer nur bei jungen, festsitzenden

Fig. 179.



Halbschematische Darstellung einer jungen, erst kurze Zeit festsitzenden *Molgula*, von rechts gesehen. *a* = Ektodermales Cloakenepithel; *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *cl* = Cloakenhöhle; *e* = Egestionsöffnung; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *es* = Endostyl; *fg* = Flimmergrube, in den Ganglienzellstrang sich fortsetzend; *hf* = Haftfortsätze; *hz* = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; *ks* = Kiemenspalten; *n* = Nierensack; *oe* = Oesophagus; *r* = Rectum.

Larven. Später ändert es sich stets, weil die hintere Ventralpartie, die die Eingeweide enthält, ausserordentlich stärker wächst als die dorsale Cloakenregion. So wird die relative Entfernung zwischen beiden Körperöffnungen (im Vergleich zur Gesammtlänge des Thieres) immer geringer.

Die Lage der beiden Körperöffnungen an den gegenüberliegenden Enden der festsitzenden *Molgula*-Larve scheint mir deshalb von Bedeutung zu sein, weil sie zeitlebens bei den pelagisch lebenden Pyrosomen, Dolioliden und Salpen sich erhält. Das hängt bei diesen Formen mit der Art und Weise der Bewegung zusammen. Auch eine derartige Larvenform, wie sie eben für *Molgula* beschrieben wurde, könnte sich verhältnissmässig leicht an eine freischwimmende Lebensweise anpassen und zu einer pyrosomen- oder doliolidenähnlichen Tunicate umbilden. Störend würden allerdings die Haftfortsätze sein; doch ist zu bedenken, dass diese lediglich zum Zwecke der Festsetzung sich ausgebildet haben und bei einer Form, die die freischwimmende Lebensweise beibehielte, sich gewiss nicht in der gleichen Weise entwickeln würden. Auffallend kräftig erscheint bereits die Leibesmusculatur, und namentlich an den beiden Siphonen liegen zahlreiche Ringmuskelfasern. Es bedürfte vielleicht nur einer geringen Verstärkung dieser, um sie in den Stand zu setzen, in ähnlicher Weise wie bei Dolioliden und Salpen zu functioniren und das Wasser durch die eine Körperöffnung einströmen zu lassen, durch die andere mit Gewalt herauszuspritzen. Freilich sind die beiden Spiracula jeder Seite noch nicht umfangreich genug, um einem stärkeren Wasserstrom vom Kiemendarm in die Peribranchialräume und Cloake regelmässig den Durchtritt zu gestatten.

b. Das Nervensystem.

Nachdem während und unmittelbar nach der Festsetzung der Larve die im vorigen Abschnitt (p. 835 u. f. 842) beschriebenen Rückbildungen gewisser Theile des Nervensystems sich vollzogen haben, erscheint dieses in sehr einfacher Gestalt. In den vordersten Theil des Kiemendarms oder in die Mundbucht öffnet sich die Flimmergrube; sie setzt sich hinten in den Flimmergrubencanal fort, und dieser geht in das ursprüngliche Medullarrohr über, das inzwischen zu dem soliden Ganglienzellstrang geworden ist.

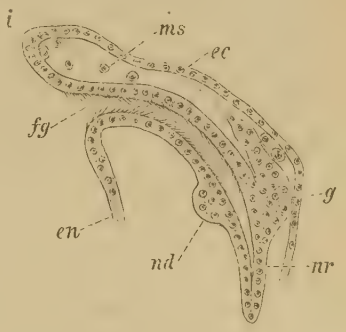
Dieser Ganglienzellstrang lässt sich bei manchen Larven sehr leicht bis weit nach hinten verfolgen, bis in den am dorsalen Hinterende liegenden Zellhaufen hinein, der aus dem rückgebildeten Ruderschwanz stammt (Fig. 6, Taf. XXVIII).

Hier soll der Nervenstrang zu einer gangliösen Anschwellung sich verdicken, die als Eingeweideganglion gedeutet wurde. Ich habe einige Bedenken, ob das bei allen Ascidien der Fall ist. Das Mittelstück des Ganglienstranges wird dorsal von der basalen, ventralen Cloakenwand

bedeckt und ist ihm zuweilen so fest verbunden, dass beide sich nicht ganz leicht trennen lassen; ventral liegt es dem Entodermepithel des Kiemendarms in manchen Fällen ziemlich dicht an (Fig. 5, Taf. XXX). Der Strang besteht aus Ganglienzellen und Nervenfasern, und beide fanden sich schon in der eben festgesetzten Larve vor.

Wichtiger sind die Vorgänge im vorderen Bereiche, dort, wo früher die Sinnesblase der freischwimmenden Larve lag; hier entstehen zwei neue, bleibende Organe: das Gehirnganglion und die Neuraldrüse. Beider Bildung kann beginnen, bevor noch die Rückbildung der Sinnesblase merklich vorgeschritten ist, und das hat mich seinerzeit zu dem Irrthum veranlasst, anzunehmen, dass das definitive Ganglion sich zum Theil aus den Zellen der aufgelösten larvalen nervösen Organe aufbaut. Ich habe zuerst bei *Pyrosoma* (1889) klar nachgewiesen, dass Gehirn und Neuraldrüse durch Wucherung oder Aussackung der Wandungen des primären Nervenrohres entstehen, und mich davon überzeugt, dass der gleiche Vorgang auch bei Ascidien stattfindet. Bei diesen haben Willey, Hjort und eine Anzahl anderer Forscher denselben Process eingehend beschrieben, so dass weitere Zweifel nicht mehr bestehen können.

Fig. 180.



Medianer Längsschnitt durch die Flimmergrube und den Flimmergrubencanal einer ganz jungen festsitzenden *Clavelina*. Der Ganglienzellstrang ist nicht mehr getroffen. $^{267}/_{1}$.

ec = Ektodermepithel; *en* = Entoderm des Kiemendarms; *fg* = Flimmergrube; *g* = Gehirnganglion; *i* = Ingestionsöffnung; *ms* = Mesenchymzellen; *nd* = Neuraldrüse; *nr* = Altes Neuralrohr, resp. Flimmergrubencanal.

Bei *Clavelina*, *Ciona* und vielen anderen bildet sich das Ganglion aus dem hinteren Abschnitt des Flimmergrubencanals (Neurohypophysialcanal Willey's), etwa dort, wo sich dieser auf früheren Stadien in die Sinnesblase öffnete und noch etwas weiter hinten in das Medullarrohr fortsetzte (Textfigur 165 *B* u. *C*, p. 793, entsprechend). Nachdem sich die Sinnesblase abgetrennt und aufgelöst hat, findet sich hier ein sehr enger, aber ziemlich dickwandiger Canal, der bald weiter hinten sein Lumen ganz verliert und in den Ganglienzellstrang sich fortsetzt. In dieser Region, bei der einen Species etwas mehr vorn, bei der anderen weiter hinten, beginnt die Canalwand lebhaft zu proliferiren. Bei regen Kerntheilungen verdickt sich die Wand, ohne dass überall auch Zelltheilungen den Halbirungen der Kerne folgen würden. Liegt bei der ausgebildeten Ascidie das Ganglion dorsal von der Flimmergrube und deren Canal, so entsteht die Wucherung auch dorsal (Textfigur 176 *B*, p. 835); liegt es ventral, so proliferirt die ventrale Canalwand. Bei *Clavelina* wuchert nur eine ziemlich beschränkte Stelle, und von hier aus schieben sich die

neu gebildeten Kerne mit der sie einschliessenden Plasmamasse nicht nur dorsal zu, sondern gerade besonders weit nach vorn zu vor (Textfig. 180). Auch seitlich und hinten scheint die wachsende Ganglienmasse von der Proliferationsstelle aus sich auszubreiten, so dass sie schliesslich mit breiter Fläche dem Flimmergrubencanal dicht aufliegt, mit diesem aber nur an einer weniger umfangreichen Stelle wirklich innig verwachsen ist.

Wenn Van Beneden und Julin im Gegensatz zu dieser Darstellung angenommen haben, dass das definitive Ganglion von den Zellen der Sinnesblase aus entsteht, so ist das für *Clavelina* nicht zutreffend. Auch an der Verbindungsstelle des Flimmergrubencanals mit der Sinnesblase sind die Zellen, die zu diesen beiden Organen gehören, sehr scharf und deutlich zu unterscheiden (Textfigur 165), und überdies entsteht das Ganglion erst dann, wenn der Flimmergrubencanal sich bereits abgetrennt hat, wie Textfigur 176 *B* klar erweist. Es ist freilich nicht unmöglich, dass in vereinzelten Fällen die Ganglionbildung etwas verfrüht auftritt, wenn der Canal noch mit der Sinnesblase im Zusammenhang steht und die Lumina beider noch communiciren. Aber auch dann muss es sich erweisen lassen, dass die Epithelstelle, an welcher die Proliferation stattfindet, später zum Bereich des Flimmergrubencanals und nicht zur Wand der der Rückbildung anheimfallenden Sinnesblase gehört.

Während in der Gehirnanlage die Kerne zu Ganglienzellkernen werden, um die herum das Plasma zu Zellkörpern sich differenzirt, entstehen, hauptsächlich in der Mitte des Gebildes, die vornehmlich längs verlaufenden Nervenfibrillen. Diese scheinen zuerst am Vorderende aus dem Gehirn hervorzutreten und periphere Nerven zu bilden; im Ganglienzellstrang waren sie allerdings bereits früher vorhanden.

Aus der Genese des Gehirns und des Ganglienzellstrangs würde sich als das einfachste und ursprünglichste Verhalten das ergeben, dass beide Organe nicht direct miteinander verbunden sind, sondern dass das Vorderende des Zellstrangs sich in den Flimmergrubencanal fortsetzt. Bei einer Reihe Ascidien ist dieses Vorkommen in der That beobachtet worden (siehe oben, p. 295). Aber auch das zweite Vorkommen, das dadurch gekennzeichnet ist, dass der Ganglienzellstrang aus dem Hinterende des Gehirns direct seinen Ursprung nimmt, lässt sich da leicht verstehen, wo die Gehirnanlage weiter hinten, unmittelbar vor dem Ganglienstrang gebildet wird. Dann kann das Vorderende dieses Strangs leicht in die Wucherungszone mit einbezogen werden und sich ebenfalls vorn vom Flimmergrubencanal abschnüren, wenn die Ganglionanlage sich abtrennt.

Schwieriger verständlich und nicht vollkommen aufgeklärt ist der Ursprung des Ganglienzellstrangs aus dem Gehirn, wenn dieses weiter vorn aus dem Flimmergrubencanal entsteht (Textfig. 180). Ich muss es als zweifelhaft hinstellen, ob das Gehirn zuerst vollkommen von der Canalwand sich abschnürt und dann erst nachträglich sich mit seinem Hinterende dem Vordertheil des Ganglienzellstrangs innig verbindet, oder ob — und das ist mir wahrscheinlicher — die ursprüngliche Proliferations-

stelle am Canal allmählich so weit nach hinten sich verschiebt, bis sie zum Vorderende des Ganglienzellstrangs gelangt und diesen mit dem Gehirn verwachsen lässt, während gleichzeitig die ursprüngliche Verbindung mit dem Flimmergrubencanal selbst sich löst.

Ueber die Bildung der Neuraldrüse genügen hier wenige Worte. Das Organ entsteht ebenfalls aus der Wand des Flimmergrubencanals, und zwar wohl meistens ungefähr gegenüber der Gehirnanlage (Textfig. 180), also entweder an der Ventral- oder Dorsalwand. Die Einzelheiten des Vorgangs sind bisher nicht untersucht worden, doch wird man wohl annehmen dürfen, dass das gesammte Zellmaterial, das die Drüse aufbaut, durch Wucherung und Ausstülpung des Flimmergrubencanals entstanden ist. Auszunehmen sind natürlich einmal die bindegewebige Hülle, die die Drüse umhüllt, und sodann auch die Bindegewebsbalken, die sich zwischen die einzelnen Lappen der Drüse einschieben.

Mit den hier mitgetheilten Thatsachen lassen sich die Befunde von Selys-Longchamps und Damas an *Molgula ampulloides* nicht ganz leicht in Einklang bringen. Wie bereits an einer anderen Stelle (p. 836) bemerkt wurde, fanden diese Forscher noch im ausgebildeten Thiere den pigmentirten Statolithenkörper vor, und zwar unverändert in der larvalen Gestalt und Grösse. Der Statolith liegt in der Wand der Neuraldrüse (glande hypophysaire) eingebettet, wie es scheint an beliebigen Stellen dieses oder jenes Drüsenläppchens, aber nicht im Bindegewebe. Es läge nahe, daraus zu schliessen, dass an der Bildung der Neuraldrüse wenigstens ein Theil des Epithels der Sinnesblase mit Antheil nehmen müsste. Indessen scheint es mir doch zweifelhaft, ob ein solcher Schluss berechtigt ist. Aus den Angaben der französischen Autoren scheint mir hervorzugehen, dass nicht die ganze Statolithenzelle, sondern nur ihr pigmentirter Theil im Drüsenepithel nachgewiesen werden kann, und ich stelle mir vor, dass — so wie bei allen anderen Ascidienlarven — auch hier eine vollständige Auflösung der Sinnesblase in Zellen und Zellstücke erfolgte, und dass der Statolith eine Zeit lang neben der sich entwickelnden Neuraldrüse liegen blieb. Dass das sehr häufig vorkommt, ist oben bemerkt worden (vergl. Taf. XXVIII, Textfig. 176, p. 835).

Es scheint mir nun sehr gut denkbar, dass das Pigment von einem sich bildenden Drüsenlappen umwachsen und aufgenommen wird, ohne sich weiterhin zu verändern. Ein solches Zellstück im fremden Gewebe wird man aber dann kaum als ein sich dauernd erhaltendes „Larvenorgan“ bezeichnen dürfen, und es ist sicher im höchsten Masse zweifelhaft, ob ihm eine bestimmte Function überhaupt noch zukommen kann.

Auch das vorderste Stück des gesammten nervösen Apparates, die Flimmergrube, hat nach der Festsetzung noch mancherlei Veränderungen zu durchlaufen. Sie sind einmal histologischer Natur, indem die Zellen zu cylindrischen Geisselzellen werden und das aus der Darstellung des fertigen Baues bekannte Aussehen gewinnen. Dort, wo die Flimmergrube auch im ausgebildeten Thier einen einfachen Trichter darstellt,

nimmt sie während der späteren Lebenszeit nur einfach an Grösse zu, ohne sich sonstwie merklich zu verändern. Wo sie aber ein complicirteres Endstadium erreicht, geschieht dies immer erst in der letzten Entwickelungsperiode, nachdem die Metamorphose vollendet ist.

c. Der Kiemendarm.

Bei der grossen Bedeutung der voll entwickelten Kieme für die Systematik und die Verwandtschaftsbeziehungen nicht nur der Ascidien, sondern der Tunicaten überhaupt, wird es gerechtfertigt erscheinen, wenn wir an dieser Stelle die Entwickelung des Kiemendarms nicht allzu flüchtig behandeln. Einer eingehenden Besprechung werden aber nur die Seitenwände, die das respiratorische Organ bilden, bedürfen, während die übrigen Theile, ausgenommen den Endostyl, hier nicht weiter erörtert werden sollen, hauptsächlich deshalb, weil über ihre Entwickelung genauere Angaben, die ein besonderes Interesse beanspruchen dürfen, nicht vorliegen.

I.

Der Endostyl bildet sich, wie wir oben (p. 813) gefunden haben, bereits während der späteren Embryonalzeit aus und erscheint zuerst als eine rinnenförmige Verdickung der vorderen Kiemendarmwand. Bei *Clavelina*, *Ciona*, *Phallusia* und anderen Arten wird er vorn von dem Präorallappen bedeckt und ist bei der Schwimmbewegung der Larve nach vorn gerichtet. Die oben (p. 844) beschriebene Drehung des Larvenkörpers um etwa 180° erkennt man am besten gerade am Endostyl, dessen Verlauf sich jederzeit leicht und genau feststellen lässt. Die rinnenförmige Verdickung zerfällt in eine rechte und linke Hälfte, die in der Medianebene durch einen schmalen Zellstreifen verbunden werden. Bevor noch in diesem letzteren die Geisselzellen sich entwickelt haben, sondert sich das verdickte Endostylepithel jeder Seite abermals in zwei Streifen, einen dorsalen und einen ventralen.

Auf diesem Stadium soll der Endostyl der *Molgula gigantea* nach Herdman zeitlebens verharren (Textfig. 70, p. 342). Bei allen anderen Ascidien aber sondert sich der ventrale Streifen jeder Seite abermals in zwei Längsbänder, die durch einen Zwischenstreifen miteinander verbunden bleiben, und die ich oben (p. 343) als mittleren und ventralen Drüsenstreifen bezeichnet habe. Die Function des Endostyls beginnt erst geraume Zeit nach der Festsetzung der Larve, wenn die Mundöffnung durch den Cellulosemantel durchgebrochen ist und die ersten festen Nahrungsstoffe aufgenommen werden.

Der Endostyl entsteht daher von allem Anfang an als eine mediane, unpaare Bildung. Ganz ähnlich, wie das dorsale Nervenrohr aus zwei

symmetrisch gelagerten Hälften sich zusammensetzt, geschieht das auch bei der Endostylbildung, nur dass hier die beiden Theile zeitlebens viel schärfer gesondert bleiben als dort. Dohrn (1887) hat bekanntlich den Endostyl der Tunicaten, sowie die Thyreoidea der Vertebraten auf ein ursprüngliches Kiemenspaltenpaar zurückgeführt, das als das zweite in der Reihe bei den alten Vorfahrenformen functionirt hätte und allmählich unpaar geworden und ventral gerückt sei. Schon früher hatte Dohrn (1886) angedeutet, dass die Kiemenspalte, aus der der Endostyl hervorgegangen sei, zwischen Spritzloch und Hyoidspalte gelegen haben müsse.

Weder die vergleichend anatomischen, noch die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen lassen Dohrn's Auffassung als wahrscheinlich erscheinen. Die vergleichend anatomische Betrachtung des Endostyls lehrte uns eine ganz continuirliche Reihe kennen; den einfachsten Bau zeigte das Organ bei den Appendicularien, wo wir es als einen kurzen, zwei oder vier Zellen breiten Drüsenstreifen beobachteten. Es liegt nicht der geringste Grund vor, diesen als aus einem entodermalen, seitlichen Kiemenspaltenpaar phylogenetisch entstanden zu betrachten. Und ebensowenig findet sich im Verlaufe der Entwickelung der complicirteren Endostylformen der Ascidien irgend ein Stadium, das für Dohrn's Ansicht spräche. Wäre die mehrfach vertretene Hypothese erweisbar, dass die vorderste Kiemenspalte der Vertebraten, das Spritzloch der Selachier, dem ersten Protostigma oder auch der Summe aller Kiemenspalten der Ascidien gleichwerthig zu setzen ist, so fielen sofort Dohrn's Argumentationen in sich zusammen. Aber wenn man auch diese Homologie nicht anerkennt, wird man sich Dohrn's Auffassung nicht anschliessen können.

Dass die bedeutende Ausdehnung des Endostyls über die gesammte mediane Ventralseite des Kiemendarms mit dem Ursprung aus einem seitlichen Spaltenpaar unvereinbar ist, hat Dohrn selbst gefühlt; denn er sagt ganz richtig: wäre die Thyreoidea ursprünglich von der Länge gewesen, die sie bei den Tunicaten besitzt, „dann müsste natürlich der Versuch, den ich gemacht, die Thyreoidea als eine unpaar gewordene Kiemenbildung zu betrachten, aufgegeben werden". Die grosse Ausdehnung des Endostyls sei aber wahrscheinlich erst bei Tunicaten secundär erreicht worden. Das letztere wird im Hinblick auf die Appendicularien wohl zugegeben werden müssen; nur wird daran zu erinnern sein, dass der noch kleine, kurze Endostyl einen sehr einfachen Bau zeigte, der deutlich erkennen lässt, dass der Ursprung des Organs ein ganz anderer ist, als ihn Dohrn annimmt.

II.

In der Präbranchialzone des Kiemendarms entsteht links und rechts je eine horizontal verlaufende, halbbogenförmige Einstülpung des Entodermepithels, die beide dorsal, dicht hinter der Mündung der Flimmergrube

sich zusammenfügen und den einheitlichen Flimmerbogen darstellen. Das Epithel im Bereiche des Flimmerbogens unterscheidet sich sehr früh dadurch von der benachbarten flachen Wand des Kiemendarms und der Mundbucht, dass es zwar aus kleinen, aber etwas höheren Zellen besteht als diese. Die etwa cubischen Elemente, die auf frühen Embryonalstadien den ganzen Kiemendarm und die Mundbucht ziemlich gleichmässig auskleiden, flachen sich in der vorderen und hinteren Region sehr stark ab, während sie im Bereich des Flimmerbogens ein dickeres, aber einschichtiges Epithel bilden, das auch sehr bald an seiner convexen Seite, nach der Kiemendarmhöhle zu, Wimpern entwickelt. Auf diesem primitiven Stadium verharren die Wimperbogen sehr vieler zusammengesetzten Ascidien zeitlebens, und die vergleichend anatomische Betrachtung hat uns oben (p. 328 u. fg.) eine continuirliche Reihe bis zu den complicirtesten Endformen des Flimmerbogens kennen gelehrt. Es ist nicht sicher bekannt, ob in diesen letzteren Fällen die beiden parallel verlaufenden Ringfalten, die den Flimmerbogen zusammensetzen, durch Auflösung einer ursprünglich einheitlichen Bogenanlage in einen vorderen und hinteren Abschnitt entstanden sind, oder ob einer von diesen beiden letzteren eine Neubildung darstellt, die zu der ursprünglichen Anlage noch hinzugetreten ist. Die Abbildungen, die Selys-Longchamps und Damas von den jungen festsitzenden Thieren der *Molgula ampulloides* veröffentlicht haben, lassen die erstere Annahme als die wahrscheinlichere erkennen.

So wie den Endostyl hat Dohrn auch den Flimmerbogen der Ascidien auf ein ursprüngliches Kiemenspaltenpaar zurückzuführen versucht, und er vergleicht ihn mit der Pseudobranchialrinne resp. mit dem Spritzloch der Fische, das ist das vorderste Kiemenspaltenpaar. Auch hier erhebt sich der Einwand, der eben bei der Besprechung der Endostylbildung hervorgehoben wurde: wenn der vordersten Kiemenspalte der Fische die persistirenden Spiracula der Tunicaten entsprechen (Van Beneden und Julin), kann der weiter vorn gelegene Flimmerbogen der Ascidien niemals die Bedeutung einer Kiemenspalte besessen haben. Die vergleichend anatomischen Thatsachen sind in keiner Weise geeignet, Dohrn's Ansicht zu stützen, denn sie zeigen, dass die primitivste und einfachste Form des Flimmerbogens ein einfacher, in das Kiemendarmlumen vorspringender Flimmerzellstreif war, und es liegt nicht die geringste Veranlassung vor, diesen als ein umgebildetes Kiemenspaltenpaar zu betrachten. Auch im Verlaufe der Entwickelung der complicirter gebauten Flimmerbogen der Ascidien findet sich niemals ein Stadium, das auf eine ursprüngliche Kiemenspalte hinwiese. Daher vermag ich keine der folgenden Argumentationen Dohrn's, die die Homologie des Flimmerbogens der Tunicaten und der Spritzlochtasche der Fische zur Voraussetzung haben, als zutreffend anzuerkennen. Da die Schlundwimperrinne (Flimmerbogen) dazu dient, den Schleim des Endostyls in den Oesophagus zu befördern, konnte, wie Dohrn annimmt, der Schleim nicht abgesondert

werden, solange noch eine offene Spritzlochspalte bestand: „So kann man diese Function des Endostyls als eine wahrscheinlich erst zu der Zeit entstandene betrachten, in welcher auch diese Wimperrinnen zustande gekommen sind; sie kann also schwerlich existirt haben zur Zeit, da statt der Pseudobranchialrinne eine offene Spritzlochspalte bei den Vorfahren des *Ammocoetes* bestand. Wenn also der Endostyl rechtmässiger Weise mit der Thyreoidea der Selachier etc. homologisirt wird, so dürfte nicht die Schleim secernirende Function und entsprechende Structur des Hypobranchialsackes des *Ammocoetes*, sondern die sich in Follikel auflösende, als Thyreoidea bekannte ventrale Ausstülpung des Darms als das Prius betrachtet werden. Die Ableitung der Thyreoidea vom Endostyl und damit die Ableitung der Vertebraten von den Tunicaten würde dadurch nicht glücken, soweit diese Organe dabei in Frage treten. Dann müsste also für die Thyreoidea eine andere Herkunft ausfindig gemacht werden, und diese suchte und suche ich in einer unpaar gewordenen, ventral gerückten entodermalen Kiemensackbildung“ (1887, p. 310).

III.

1. Entstehung der Quergefässe. Bei sehr vielen Synascidien, deren Kiemendarm ziemlich einfach gebaut ist und keine inneren Längsgefässe besitzt, verlaufen zwischen den Kiemenspaltenreihen die Flimmerreifen oder inneren Quergefässe als ringförmige Querfaltungen des Kiemendarmepithels (siehe oben, p. 403). Diese Reifen entstehen stets später als der vordere Flimmerbogen, im Uebrigen aber in fast genau der gleichen Weise. Nur habe ich bei *Clavelina* gefunden, dass die Bildung der Reifen an der Dorsalseite beginnt und dann allmählich an den beiden Seiten ventral zu fortschreitet. Die entstehende Ringfalte ist also dorsal am tiefsten eingesenkt und flacht in der Nähe des Endostyls vollkommen ab; sehr bald zeigt sich auf ihrem freien Rande die Bewimperung (Fig. 5, Taf. XXX). Wo im ausgebildeten Thier eine grössere Zahl Flimmerreifen vorhanden ist, entstehen diese nicht alle gleichzeitig, sondern nacheinander, genau entsprechend dem Auftreten der Kiemenspaltenreihen, und zwar stets in der Art, dass jede neu aufgetretene Reihe von der benachbarten durch einen Flimmerreifen sich scheidet. Bei den Ascidien (*Clavelina*), die auf dem Jugendstadium nur zwei Spaltenreihen jederseits besitzen, findet sich daher auch nur ein Reifen, der ungefähr die Mitte des Kiemendarms umgürtet (Fig. 6—8, Taf. XXVIII). Es ist nicht ganz sicher bekannt, in welcher Weise die Kiemenspaltenreihen bei allen hier in Frage kommenden Synascidien zunehmen, und daher ist auch die zeitliche Reihenfolge des Auftretens der hintereinander liegenden Flimmerreifen nicht überall ermittelt. Da es aber ziemlich gewiss ist, dass neue Spaltenreihen sowohl vor, wie hinter den beiden zuerst gebildeten (ja vielleicht auch zwischen diesen?) entstehen, wird dementsprechend auch die Bildung

der Flimmerreifen nicht in der Weise vor sich gehen können, dass ihre metamere Anordnung von vorn nach hinten zu einer einfachen zu- oder abnehmenden Altersreihe genau entspricht, sondern der älteste Reifen wird ungefähr in der Mitte des Kiemenkorbes liegen.

Bei *Clavelina* habe ich, allerdings nur bei den durch Knospung entstandenen Thieren, die Vermehrung der Spaltenreihen bis auf zehn untersucht, und daraus liess sich erkennen, dass noch auf dem Stadium von sechs Reihen der zuerst entstandene Flimmerreifen als der dritte in der Mitte steht; vor und hinter ihm liegen je zwei jüngere. Da die folgenden beiden Spaltenreihen nacheinander oder auch fast ganz gleichzeitig, die eine am vorderen, die andere am hinteren Ende des Kiemendarms sich bilden, entstehen auch der 6. und 7. Flimmerreifen vorn und hinten, während die älteren in der Mitte liegen bleiben. In einer ganz ähnlichen Weise treten auch die 9. und 10. Kiemenspaltenreihe an den beiden äussersten Enden des Kiemenkorbes vorn und hinten auf, und dementsprechend entwickeln sich die neuen Reifen (der 8. und 9.) peripher und niemals zwischen den bereits vorhandenen älteren. Alter und Stellung der Flimmerrreifen ergeben sich daher aus folgender Tabelle:

Lage der Flimmerreifen von vorn aus	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Reihenfolge des zeitlichen Auftretens	IX	VII	V	III	I	II	IV	VI	VIII

Die zeitliche und räumliche Reihenfolge der Reifen entsprechen sich also nicht, sondern der älteste steht in der Mitte. In dem vorstehenden Schema habe ich es so dargestellt, als ob der hintere Theil des Kiemendarms dem vorderen in der Entwickelung ein wenig vorauseilte. Das ist aber nicht immer der Fall, sondern zuweilen bilden sich auch die Flimmerreifen vorn und hinten fast genau gleichzeitig oder sogar in der vorderen Kiemenhälfte etwas früher aus, so dass z. B. der zweitälteste (II) vor, und nicht hinter dem ältesten (I) liegt (vergl. auch weiter unten den die Vermehrung der Spaltenreihen betreffenden Abschnitt, p. 879 fg.).

Als das bemerkenswertheste Ergebniss ist aber anzusehen, dass, wie es scheint, niemals (?) eine Intercalation von neuen Flimmerreifen zwischen die älteren, zuerst gebildeten stattfindet, sondern dass die Kieme nur an der Peripherie, besonders vorn und hinten, wächst und sich weiterentwickelt. Die Mittelzone erreicht verhältnissmässig früh ihre definitive Ausbildung. —

Während die Flimmerreifen der *Clavelina* und vieler anderen Synascidien sämmtlich als einheitliche und continuirliche Querfalten des entodermalen Kiemendarmepithels entstehen, ist das nur bei einem Theil der inneren Quergefässe der Monascidien und Polystyeliden der Fall. Wie in einem folgenden Abschnitt (p. 883 fg.) ausgeführt ist,

treten bei den meisten Monascidien auf einem Jugendstadium jederseits sechs hintereinander liegende Kiemenspalten (secundäre Protostigmata) auf.*) Diese Spalten werden durch fünf primäre Quersinus oder Quergefässe getrennt, die vollständig im primären Gitterwerk der Kieme (p. 397) verlaufen und aussen vom ektodermalen inneren Peribranchialepithel, innen vom entodermalen Kiemendarmepithel begrenzt werden. Solche Gefässe wurden von mir als transversale Interspiraculargefässe oder Interspiracularzonen bezeichnet (p. 398). Wenn von diesen Quersinus aus innere Quergefässe entstehen, faltet sich die Entodermwand nach innen ein, und es besteht jedenfalls die Möglichkeit, dass, ähnlich wie bei den *Clavelina*-Flimmerreifen, die Einfaltung einheitlich und continuirlich erfolgt. Wenn vielleicht auch bei der Bildung dieser fünf primären inneren Quergefässe bald die eine oder andere Region sich rascher einbuchtet, so dass an Stelle eines glatten Kammes einzelne buckelförmige Erhebungen sich vorschieben, die nachträglich erst zusammenfliessen, so entsteht doch niemals ein Gefäss aus mehreren völlig getrennten Stücken. Wohl aber geschieht das bei der Bildung aller(?) folgenden inneren Quergefässe, die man auf Grund dieses Gegensatzes als secundäre zusammenfassen und den fünf primären entgegensetzen könnte.

Ich habe in dem die Anatomie der Kieme behandelnden Capitel (p. 405 fg.) ausgeführt, dass parastigmatische Gefässe, d. h. die die Kiemenspalten quer überbrückenden Blutbahnen, zu normalen, zwischen den Kiemenspaltenreihen verlaufenden inneren Quergefässen werden können, nachdem die Sonderung und Halbirung einer Spaltenreihe in zwei neue eingetreten ist. So wie die parastigmatischen Gefässe, aus denen sie entstanden sind, setzen sich daher auch diese inneren Quergefässe aus einer Reihe ursprünglich getrennter Faltenbildungen zusammen. Meine Ansicht ging früher dahin, dass diese zweite Entstehungsweise der Quergefässe bei Monascidien nicht ganz allgemein verbreitet sein möchte. Neuere Untersuchungen, die inzwischen erschienen sind, namentlich die von Selys und Damas, haben aber gelehrt, dass alle Quergefässe eines Thieres, ausgenommen die fünf primären, auf diese zweite Weise entstehen können. Ob sie alle bei den Monascidien so entstehen müssen, scheint mir immerhin noch sehr fraglich; jedenfalls aber ist die Umbildung parastigmatischer Gefässe zu zwischen den Spaltenreihen verlaufenden inneren Quergefässen sehr weit verbreitet, und sie hängt mit der Art und Weise zusammen, wie die Zahl der Kiemenspaltenreihen über sechs hinaus sich vergrössert. Wenn wirklich bei den Monascidien alle folgenden Spaltenreihen im Zusammenhang mit neu auftretenden parastigmatischen Quergefässen durch Halbirung der sechs zuerst entstandenen Reihen sich bilden, müssen alle secundären Quergefässe von den fünf primären ihrer

*) Wo, wie z. B. bei *Styelopsis*, eine grössere Zahl secundärer Protostigmata auftritt, muss dementsprechend auch die Zahl der primären Quergefässe wachsen.

Entstehung nach verschieden sein. Im vollständig entwickelten Thier sind aber solche Unterschiede des Baues nicht mehr nachweisbar, und die Verschiedenheiten beschränken sich auf gewisse Grössendifferenzen.

Auf den frühesten Stadien sind die fünf primären Quergefässe bedeutend stärker als alle anderen später entstandenen secundären. Bei *Ciona intestinalis* soll sich nach Damas (1901) auch noch das ausgebildete Thier ähnlich verhalten, und daher zerlegen die fünf Primärgefässe, die deutlich hervortreten, die Kieme in sechs hintereinander liegende Abschnitte (séries), deren jeder aus einem Protostigma hervorgegangen ist. Bei *Ascidiella scabroides* und anderen Monascidien gleichen sich weiterhin die Grössenunterschiede der primären und der bald darauf entstandenen ältesten secundären Gefässe vollständig oder wenigstens nahezu vollkommen aus, so dass man sie ohne Kenntniss der Genese der gleichen Ordnung zuzählen würde.

Ich habe oben (p. 407) in der entwickelten Kieme lediglich nach der Grösse Quergefässe verschiedener Ordnungen unterschieden. Durch die neueren Untersuchungen besonders von Selys-Longchamps und Damas haben die verschiedenartigen Gefässe dadurch eine erhöhte Bedeutung gewonnen, dass sie auf die Entstehungszeit der benachbarten Kiemenspaltenreihen einen Rückschluss gestatten. Wenn wir nunmehr alle Quergefässe in verschiedene Ordnungen gruppiren und Gefässe 1., 2., 3., 4. u. s. f. Ordnung unterscheiden, soll nicht allein die Grösse massgebend sein, sondern auch der Ort und der Zeitpunkt der Entstehung. Im Allgemeinen wird es aber auch zutreffen, dass die älteren Gefässe die grösseren sind, da sie nur äusserst selten von den jüngeren im Wachsthum überholt werden. Wenn wir auch auf die oben erwähnte Verschiedenheit in der Faltenbildung bei den primären und secundären Gefässen kein Gewicht legen, so beanspruchen doch die fünf ersten infolge der ganzen Art ihres Auftretens eine besondere Stellung, so dass sie als Gefässe erster Ordnung (1) zu bezeichnen sind. Im Gegensatze zu ihnen treten alle folgenden in der Sechszahl oder in einem Multiplum von 6 auf, da die 5 Gefässe 1. Ordnung jederseits VI Kiemenzonen zur Sonderung bringen. Die an zweiter Stelle mitten zwischen den Gefässen (1) auftretenden und die VI Zonen halbirenden Gefässe werden als Quergefässe zweiter Ordnung (2) bezeichnet. Sie erscheinen aber wohl niemals alle 6 ganz gleichzeitig, sondern bald das vorderste, bald das hinterste zuerst. Bei *Ciona* schreitet die Entwickelung des Kiemenkorbes von vorn nach hinten zu weiter, und daher sind die vorderen Reihen bereits getheilt und dort die Sinus 2. Ordnung entwickelt, während hinten noch die primären Reihen ohne parastigmatische Quergefässe bestehen. Bei *Ascidiella scabroides* dagegen entwickelt sich das hintere Kiemenende rascher, und daher erscheint zuerst der hinterste, sechste Quersinus zweiter Ordnung, dann der erste, im Bereiche der ersten Primärreihe gelegene, hierauf der vierte, fünfte und zuletzt der dritte und zweite.

Die Quergefässe dritter Ordnung (3) führen zur Verdoppelung der 12 Kiemenspaltenreihen, die durch die Gefässe (2) zur Sonderung gelangt waren, und finden sich daher in der Zahl 12. Die Quergefässe 4. Ordnung (4) sondern 48 Spaltenreihen und treten in der Zahl 24 auf, während es 48 Gefässe 5. Ordnung, 96 6. Ordnung giebt u. s. w. Mit grösserer oder geringerer Regelmässigkeit wiederholen sich diese Zerlegungen und das Auftreten der Quergefässe im Bereiche jeder der 6 ersten primären Spaltenreihen. Wäre die Regelmässigkeit eine vollständige, so liesse sich in sehr einfacher Weise eine tabellarische Darstellung der Zahl und Anordnung der Quergefässe für alle aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien in der Ascidienkieme geben. Auf dem 1. Stadium trifft man nur die 5 Gefässe 1. Ordnung, auf dem folgenden treten 6 Gefässe 2. Ordnung hinzu. In der tabellarischen Uebersicht müsste es aber genügen, vorausgesetzt, dass volle Gleichmässigkeit besteht, nur den Bereich einer Primärspaltenreihe zur Anschauung zu bringen; denn in jeder dieser VI Zonen liegen die Quergefässe verschiedener Ordnungen genau an den gleichen Stellen. Jedes folgende Stadium ist durch das Auftreten einer nächst höheren Ordnung von Quergefässen bestimmt:

1. Stadium: (1) (1) (1) (1) (1)
2. Stadium: (1) (2) (1)
3. Stadium: (1) (3) (2) (3) (1)
4. Stadium: (1) (4) (3) (4) (2) (4) (3) (4) (1)
5. Stadium: (1) (5) (4) (5) (3) (5) (4) (5) (2) (5) (4) (5) (3) (5) (4) (5) (1)

Im Bereiche jeder der 6 primären Spaltenreihen oder Kiemenzonen (séries) können auftreten 1 Quergefäss 2. Ordnung, 2 (3), 4 (4), 8 (5), 16 (6) u. s. w. Da es sich in vielen Fällen als wünschenswerth gezeigt hat, für jedes Quergefäss an jeder Stelle der Kieme eine prägnante Bezeichnung zu haben, hat Selys-Longchamps folgende Formel eingeführt. Die Ordnungszahl der Quergefässe wird, wie es oben geschehen ist, durch eine arabische Ziffer in Klammern angegeben. Die VI Zonen werden mit den römischen Ziffern I bis VI bezeichnet und die Zahl der Zone, der das Gefäss angehört, hinter die Ordnungszahl des Gefässes wie der Zähler eines Bruches in hoher Stellung hinzugefügt. Die 5 Primärgefässe werden also ihrer Stellung nach von vorn nach hinten zu in folgender Weise zu bezeichnen sein:

$$(1)^{I},\ (1)^{II},\ (1)^{III},\ (1)^{IV},\ (1)^{V},$$

die 6 Quergefässe 2. Ordnung:

$$(2)^{I},\ (2)^{II},\ (2)^{III},\ (2)^{IV},\ (2)^{V},\ (2)^{VI}.$$

Da die Gefässe höherer Ordnung in jeder Zone (Serie) in der Mehrzahl vorhanden sind, wird für sie eine zweite arabische Ziffer als Nenner hinzugefügt, um zu bezeichnen, das wievielste Gefäss der betreffenden Ordnung in der Zone gemeint ist. So bedeutet z. B. $(4)^{III}_{3}$ das 3. Quergefäss 4. Ordnung in der III. Zone.

Es ist oben erwähnt worden, dass die Gefässe zweiter Ordnung nicht in allen VI Zonen gleichzeitig auftreten, und bei den Gefässen höherer Ordnungen können die Verschiedenheiten bedeutender werden, so dass die eine oder die andere Zone in der Entwickelung soweit vorauseilt, dass sie bereits die Gefässe einer oder zweier höheren Ordnungen besitzt. Damas fand in einer 21 mm langen, noch nicht ganz entwickelten *Ciona* nur die Gefässe (1), (2) und (3) überall gleichmässig wohl entwickelt; die Gefässe (4) waren nur in den vier ersten Zonen vollständig ausgebildet; in V und VI traten sie eben erst auf. Die Sinus (5) sind nur in der vordersten Region fertig gebildet, und von den Gefässen (6), von denen in jeder Zone 16 möglich sind, im Ganzen also 96, sind erst 3 entwickelt, $(6)^{\text{I}}_{1}$, $(6)^{\text{I}}_{2}$ und $(6)^{\text{I}}_{4}$. Das Stadium ist also durch ein ganz ausgeprägtes Vorauseilen des vorderen Kiemenabschnitts gekennzeichnet. Ganz anders verhält sich, wie oben (p. 858) für das Auftreten der Sinus 2. Ordnung angedeutet wurde, *Ascidiella scabroides*. Die für die Gefässe 2. Ordnung angegebene Reihe $(2)^{\text{VI}}$, $(2)^{\text{I}}$, $(2)^{\text{IV}}$, $(2)^{\text{V}}$, $(2)^{\text{III}}$, $(2)^{\text{II}}$ scheint aber durchaus nicht constant zu sein, sondern variiren zu können, da die Verdoppelung zahlreicher Spaltenreihen, besonders aber die der späteren, Unregelmässigkeiten aufweist. Jedenfalls aber treten die Gefässe der höheren Ordnung immer zuerst am hinteren Kiemenende auf, und daher entsteht als erster Quersinus der 3. Ordnung: $(3)^{\text{VI}}_{2}$. Etwas rascher als alle vier mittleren Zonen (II—V) entwickelt sich auch die I., ohne aber die Höhe der Ausbildungsstufe der Zone VI zu erreichen.

In der ältesten *Ascidiella*, die Selys-Longchamps auffand, standen die vier Zonen II, III, IV und V in Bezug auf die Ausbildung der Quergefässe genau auf dem Stadium, das ich oben als das 4. bezeichnet habe. Mit grosser Regelmässigkeit erwies sich jede Zone aus 8 Kiemenspaltenreihen zusammengesetzt, zwischen denen die Quersinus in folgender Anordnung verliefen:

(1) (4) (3) (4) (2) (4) (3) (4) (1).

In der etwas reicher differenzirten I. Zone waren ferner bereits aufgetreten die beiden vordersten Gefässe 5. und das vorderste 6. Ordnung. Um diese neu hinzugetretenen Quergefässe in der folgenden Tabelle deutlicher hervortreten zu lassen, habe ich die sie darstellenden Zeichen unterstrichen:

Vorn $\underline{(6)^{\text{I}}_{1}}$ $\underline{(5)^{\text{I}}_{1}}$ $(4)^{\text{I}}_{1}$ $\underline{(5)^{\text{I}}_{\frac{1}{2}}}$ $(3)^{\text{I}}_{1}$ $(4)^{\text{I}}_{\frac{1}{2}}$ $(2)^{\text{I}}$ $(4)^{\text{I}}_{\frac{1}{3}}$ $(3)^{\text{I}}_{\frac{1}{2}}$ $(4)^{\text{I}}_{\frac{1}{4}}$ $(1)^{\text{I}}$ Hinten.

Beträchtlich breiter und reicher an Gefässen war die hinterste VI. Zone, denn hier waren bereits alle Sinus 5. Ordnung und überdies die beiden letzten 6. und sogar der letzte 7. Ordnung gebildet. Um Platz zu sparen, lasse ich die aus der Reihenstellung sich von selbst ergebenden Indices weg:

$(1)^{\text{V}}$ $\underline{(5)}$ (4) $\underline{(5)}$ (3) $\underline{(5)}$ (4) $\underline{(5)}$ (2) $\underline{(5)}$ (4) $\underline{(5)}$ (3) $\underline{(5)}$ (4) $\underline{(6)^{\text{VI}}_{15}}$ $\underline{(5)}$ $\underline{(6)^{\text{VI}}_{16}}$ $\underline{(7)^{\text{VI}}_{32}}$

Die Vergleichung dieser 3 Tabellen ergiebt sofort die ausserordentliche Zunahme der Gefässe und das mächtige Wachsthum im hinteren

Kiemenabschnitt. Während sich in allen 4 mittleren Zonen immer nur 7 secundäre Quergefässe zwischen zwei primäre eingeschoben haben, zählt man in der vordersten 10, in der hintersten sogar 18 (vgl. p. 906).

Trotzdem *Ascidiella* und *Ciona* die eben klargestellten bedeutenden Unterschiede in der Art und Weise des Auftretens der Quergefässe erkennen lassen, zeigen doch beide Arten wieder gewisse gemeinsame Züge gegenüber dem für *Clavelina* geschilderten Entwickelungsmodus. Der wichtige Gegensatz besteht darin, dass die Ascidiidae die grösste Zahl ihrer Quergefässe intercalar zwischen den 5 zuerst gebildeten primären auftreten lassen, während sie bei *Clavelina* immer nur peripher entstehen. Zwar entwickeln sich auch bei den Ascidiiden in der I. und VI. Zone, vor und hinter den primären Quergefässen zahlreichere Sinus als in jeder der vier mittleren Zonen, aber diese vergrössern sich doch in allen Fällen ebenfalls in sehr erheblicher Weise, und auch hier schieben sich zahlreiche Gefässe zweiter und höherer Ordnung ein. Bei *Styelopsis* scheinen auf früheren Entwickelungsstadien im hinteren Kiementheil vorwiegend peripher, immer nur hinter den älteren Quergefässen neue in grösserer Anzahl aufzutreten, während im vorderen bereits die Halbirung der Spaltenreihen und die Intercalation der Gefässe zu beobachten ist (vergl. Textfigur 187, p. 892).

2. Entstehung der inneren Längsgefässe. Im Anschluss an diese Darstellung von der Entwickelung der inneren Quergefässe der Monascidien und der Flimmerreifen der *Clavelina* möchte ich einige Bemerkungen über die Entstehung der inneren Längsgefässe vortragen, ohne allerdings eine eingehende und erschöpfende Behandlung dieser Frage geben zu wollen. Ich habe bereits in einem früheren Abschnitt dieses Werkes (p. 408, 414 u. fg.) beschrieben, dass die inneren Längsgefässe, ganz ähnlich wie die Quergefässe, auf zwei verschiedene Weisen entstehen können: einmal als einfache, die ganze Kiemenlänge continuirlich durchziehende Längsfaltungen der longitudinalen Interspiracularzonen des Entodermepithels und zweitens durch Zusammenfliessen einer Reihe getrennt voneinander entstehenden **T**förmigen Entodermerhebungen.

Neuere Untersuchungen haben, wie ich selbst schon seit langer Zeit betont hatte, den Nachweis erbracht, dass ein scharfer Gegensatz zwischen beiden Bildungsarten nicht besteht; ja es ist überhaupt zweifelhaft geworden, ob irgendwo ein inneres Längsgefäss, das sich durch den ganzen Kiemendarm oder über einen erheblichen Theil seiner Länge erstreckt, aus einer einzigen continuirlichen Faltung des entodermalen Kiemendarmepithels hervorgeht. Dass dies sehr wohl möglich ist, wird sich nicht bestreiten lassen, und ich möchte vielleicht auch jetzt noch, solange das Gegentheil nicht erwiesen ist, als ein Beispiel für die innere Längsgefässbildung aus einer einheitlichen Längsfalte auf die Botrylliden hinweisen (vergl. Fig. 96*B* p. 409). Bei den durch Knospung entstandenen Thieren bilden sich die einzelnen Kiemenspalten als kleine, selbstständige Perfo-

rationen, und da ist die Möglichkeit für das Auftreten langer Falten zwischen den Spalten sehr wohl gegeben. Bei dem aus dem befruchteten Ei entstandenen Oozooid treten aber lange, durch die ganze Kiemenbreite reichende Spaltenschlitze auf, und die inneren Längsgefässe, die diese überbrücken, können dann nicht mehr als continuirliche Falten entstehen, sondern müssen sich auf die zweite Art bilden (Fig. 2, Taf. XI). Schon daraus würde sich ergeben, dass auf die eine oder andere Bildungsweise eines Gefässes nicht allzu grosses Gewicht gelegt werden kann.

Besonders wichtig sind die Untersuchungen von Selys-Longchamps und Damas an *Molgula ampulloides*. Hier beginnt die Bildung der Längsgefässe (barres longitudinales) sehr früh, wenn die primären Protostigmata sich in die secundären theilen. Diese ersten Gefässe entstehen mindestens aus zwei gesonderten, hintereinander gelegenen Einfaltungen des Kiemenentoderms, die stets von dem Quersinus entspringen, zunächst frei über die Querspalten hinwegwachsen und nachträglich zu einem Gefäss sich vereinigen. Nach einiger Zeit sind 6 primäre Längsgefässe entstanden, deren Lage ganz fest bestimmt erscheint: jedes Gefäss zieht über die Mitte aller in einer Längsreihe hintereinander liegenden Sichelspalten oder der aus diesen entstandenen Doppelspiralen hinweg, und nur die dorsalen Spalten werden von keinem Längsgefäss überdeckt (Textfig. 188, p. 895). Diese sechs ersten Gefässe treten nacheinander in gesetzmässiger Reihenfolge auf. Die räumliche und zeitliche Aufeinanderfolge decken sich nicht, denn die ältesten Gefässe liegen mehr in der Mitte, dorsal und ventral von jüngeren eingeschlossen, wie die folgende kleine Tabelle ergiebt:

Reihenfolge der Lage der Gefässe von der Dorsalseite aus	1	2	3	4	5	6
Reihenfolge des zeitlichen Auftretens. Altersreihe	V	IV	II	III	I	VI

Die zahlreichen später auftretenden Längsgefässe entstehen im engsten Zusammenhange mit den 6 primären und bilden sich alle aus vielen T förmigen hintereinander liegenden Stücken, deren längsverlaufende Röhrentheile miteinander verwachsen und die Kiemenspalten überbrücken. So entsteht an den Stellen, an welchen anfänglich immer nur ein Längsgefäss lag, ein ganzes Bündel (côtes longitudinales von Selys und Damas). An den gleichen Stellen faltet sich schliesslich auch noch die gesammte Kiemenwandung in regelmässiger Weise ein, so dass die bekannten Längsfalten der Kieme (p. 436) zu Stande kommen.

Ebenso wie bei den Molguliden entstehen bei den Ascidiiden die einzelnen inneren Längsgefässe aus zahlreichen hintereinander liegenden T förmigen Einzelstücken, die an verschiedenen Quersinus entspringen und erst nachträglich sich vereinigen. Eine bestimmte Altersfolge der durch die ganze Kiemenlänge hinziehenden, parallel verlaufenden Gefässe ist

nicht constatirt worden. Die neuen und jüngsten Gefässe bilden sich vorwiegend am ventralen und vielleicht in noch reicherer Zahl am dorsalen Kiemenrand; aber auch in der Mitte, zwischen den alten Längsgefässen, entstehen gelegentlich neue. Für eine Species wird wohl auch die Art und Weise, wie und wo die inneren Längsgefässe auftreten, abgesehen von unwesentlichen individuellen Verschiedenheiten, ziemlich constant sein. Aber es scheinen allgemein gültige Gesetzmässigkeiten nicht zu bestehen.

Lahille hatte versucht, die beiden oben erwähnten Modi der Längsgefässbildung als ein oberstes Eintheilungsprincip zu verwerthen. Nach seiner Ansicht sollten auf die erste Art und Weise die „côtes longitudinales" der Stolidobranchiaten (Botryllidae, Polystyelidae, Molgulidae, Cynthiidae) entstehen, auf die zweite aber die als „sinus anastomotiques longitudinaux" bezeichneten Längsgefässe der Phlebobranchiata (Ascidiidae). Da niemals beide Arten Gefässe in der Kieme eines Thieres nebeneinander vorkommen und nah verwandte Ascidien stets dieselben Gefässe tragen, ergäbe sich die hohe systematische Bedeutung dieser Organe.

Gegen diese Auffassung habe ich mich an den oben angeführten Stellen dieses Buches mit Nachdruck gewendet und meines Erachtens den Nachweis geführt, dass es ungerechtfertigt ist, die beiden Gruppen der Phlebobranchiata und Stolidobranchiata lediglich auf Grund von bestimmten Verschiedenheiten der Längsgefässe aufzustellen. In dem soeben erschienenen wichtigen Werk „Die Tunicaten der Siboga-Expedition" hat ein so erfahrener Systematiker wie Sluiter meine Argumentation bekämpft und als unzutreffend dargestellt, und ich halte es daher für geboten, auf diese Frage hier noch einmal einzugehen. In den vier Jahren, die seit der Niederschrift meiner früheren Darlegungen verflossen sind, habe ich Thatsachen kennen gelernt, die nur geeignet sein können, meine alte Auffassung zu bekräftigen, dass nämlich zwischen den beiden von Lahille unterschiedenen Arten Längsgefässen ein durchgreifender Unterschied nicht besteht, und dass daher daraufhin nicht Gruppen gegründet werden können, die über den Familien stehen und zum Theil mehrere solche vereinigen. Sluiter giebt das erstere unumwunden zu, denn er sagt nunmehr: „Ich kann jedenfalls Seeliger nur beistimmen, wenn er hervorhebt, dass eine scharfe Grenze zwischen den beiden Entstehungsweisen der Längsgefässe nicht zu ziehen ist". Andererseits lässt sich auch im voll entwickelten Thier nicht erkennen, ob das ausgebildete Längsgefäss auf die eine oder andere Weise entstanden ist. Die Gefässe der *Molgula* galten als typische Beispiele für die oben als erste erwähnte Entstehungsart aus continuirlichen Längsfalten des Entoderms, also als typisch für die Kieme der Stolidobranchiaten. Die bereits oben genannten sorgfältigen und zweifellos zuverlässigen Beobachtungen von Selys-Longchamps und Damas haben aber überzeugend gelehrt, dass schon die ersten Längsgefässe und auch die späteren bei *Molgula ampulloides* genau so

entstehen wie bei den Ascidiiden, nämlich nach dem oben an zweiter Stelle beschriebenen Typus. Die Gefässe bilden sich aus einer grösseren oder geringeren Zahl ganz getrennt, aber an bestimmten Stellen der Quergefässe auftretenden T förmigen Erhebungen, die sich miteinander verbinden, und die beiden Autoren kommen zu dem Schluss „que les barres longitudinales groupées ou non des Molgulides sont homologues aux formations de même nom de la branchie des Phallusiadés". Danach muss ich es für unzutreffend halten, wenn Sluiter behauptet, dass, wenn auch keine scharfe Grenze zwischen den beiden Entstehungsweisen der Längsgefässe zu ziehen sei, der eine oder der andere Bildungsmodus doch wenigstens im Grossen und Ganzen für die Phlebobranchiaten und Stolidobranchiaten so ziemlich allgemein gültige Merkmale sind, wenn auch mehrere Ausnahmen vorkommen. Solcher Ausnahmen giebt es nicht nur mehrere, sondern sie sind ganz allgemein, und bei den Molguliden hat es sich gezeigt, dass die Längsgefässe ganz anders entstehen, als man früher angenommen hat. Für Botrylliden und Polystyeliden sind mir genauere neue Angaben über das Auftreten und die Entwickelung der inneren Längsgefässe nicht bekannt, aber vielleicht erweist es sich auch hier so wie bei *Molgula*, dass nämlich die meisten oder alle Längsgefässe nach dem Typus der Phlebobranchiaten sich bilden.

Die Ascidien, denen die Längsgefässe völlig fehlen, hatte Lahille als Ordnung der Aplusobranchiata bezeichnet. Sluiter's Ordnung oder Unterordnung der Merosomata stimmt mit dieser fast ganz überein, nur dass alle socialen Ascidien entfernt und in einer besonderen Unterordnung angeführt werden. Ich hatte oben (p. 416) erklärt, dass es mir zweifelhaft erscheine, ob die merosomen und holosomen Ascidien Sluiter's in der That zwei natürliche, auf Blutsverwandtschaft der betreffenden Gattungen begründete Ordnungen sind, und hatte mich ferner dagegen erklärt, dass nach Lahille's Vorgang lediglich das Fehlen oder Vorhandensein von Längsgefässen als oberstes Eintheilungsprincip gelten möchte. Einer ganzen Anzahl allgemein und mit Recht zu den Ascidiiden (Holosomata, Phlebobranchiata) gestellten Species fehlen die inneren Längsgefässe vollkommen, und hätten die inneren Längsgefässe wirklich die Bedeutung, die ihnen von gewisser Seite zugesprochen wird, so müsste, wie ich bemerkte, z. B. die *Ascidiella lutaria* nicht nur aus der Gattung *Ascidiella* und aus der Familie der Ascidiidae entfernt werden, sondern sie wäre auch aus der Ordnung der Phlebobranchiaten zu streichen und zu den Aplusobranchiaten (Merosomata) zu stellen. Sluiter lässt diesen meinen Standpunkt nicht gelten. Er hält den Mangel der inneren Längsgefässe bei gewissen zu den Ascidiiden gestellten Formen für das Ergebniss einer nachträglich aufgetretenen Rückbildung und knüpft daran die folgenden Bemerkungen: „Diese Ausnahmen sind aber wohl ohne Zweifel grösstentheils so aufzufassen, dass secundär die Längsgefässe (*Ascidiella lutaria, Hypobythius* [?] etc.) rückgebildet sind, und dann kann ein derartiges Fehlen bei ganz vereinzelten erwachsenen Formen

(ob sie vielleicht embryonal noch auftreten, ist unbekannt) doch niemals als Beweis angeführt werden, dass die Gruppenaufstellung dadurch hinfällig wird. Das wäre nur dann der Fall, wenn wir ein künstliches System aufstellen wollten, aber bei dem Versuche der Aufstellung natürlicher Gruppen kommt es doch öfters vor, dass schliesslich auch nicht ein einziges typisches Kennzeichen für alle Glieder der Gruppe mehr zutrifft, obgleich wir an ihrer phylogenetischen Verwandtschaft dennoch gar nicht zweifeln, wenn uns nur genügende Uebergangsformen zur Verfügung stehen".

Ich stimme diesen Erwägungen Sluiter's fast ganz zu, glaube aber, dass sie den Kernpunkt der in Rede stehenden Controverse gar nicht treffen. Dass manche der jetzt der inneren Längsgefässe entbehrenden Ascidiiden von solchen Formen abstammen, die diese Gefässe einstmals besassen, halte auch ich für sehr wahrscheinlich, obwohl bisher Beweise für eine solche Rückbildung nicht vorliegen. Für einige Species aber (*Corellascidia*, *Hypobythius*, *Agnesia*) sehe ich keinen Grund zu einer solchen Annahme, und der Mangel der inneren Längsgefässe könnte ein ursprünglicher sein.

Wie dem aber auch sei, so bleibt es schlechterdings unerklärlich und unverständlich, dass das nach Lahille einzige Merkmal, das eine Ordnung oder Unterordnung charakterisiren soll, allein schwinden könne, während alle anderen Gattungs- und selbst Artmerkmale erhalten bleiben. Es ist mir natürlich wie jedermann bekannt, dass es Thiergruppen giebt, deren typische Merkmale nicht auf alle Species oder Gattungen zutreffen, und dass zuweilen auch kein einziges typisches Merkmal mehr aufgestellt werden kann, das auf sämmtliche Arten der Gruppe passt. Bei den hier in Frage stehenden Ascidien handelt es sich aber darum, dass das einzige charakteristische Gruppenmerkmal, das Lahille genannt hat, nicht mehr zutrifft, und zwar nicht nur ausnahmsweise, sondern (die Art der Längsgefässe bei *Molgula*) vielleicht bei allen Gattungen und Arten einer oder mehrerer Familien. Lahille's Aplusobranchiata sind lediglich durch das Fehlen der inneren Längsgefässe gekennzeichnet, die beiden anderen Gruppen lediglich durch das Vorhandensein von zwei verschiedenen Arten von Längsgefässen. Wenn nun der Nachweis geführt ist, dass die angeblich verschiedenen Gefässe in diesen beiden letzten Gruppen durchaus nicht verschieden sind, sondern sich völlig gleichen, ergiebt sich als der einzig zulässige Schluss der, dass diese beiden Gruppen im Sinne Lahille's als natürliche, den Verwandtschaftsbeziehungen der Ascidiengattungen entsprechende Abtheilungen nicht länger aufrecht erhalten werden können. Nur dann wäre dies statthaft, wenn es sich herausstellte, dass andere scharf zu unterscheidende Merkmale, denen eine wichtige phylogenetische Bedeutung zukommt, in dieser und jener Gruppe vorhanden sind. Einen solchen Nachweis habe ich bisher nirgends gefunden, und auch in den neuesten systematischen Werken, in denen die Stolidobranchiata und Phlebobranchiata als Unterordnungen oder Gruppen von ähnlichem Werthe beibehalten sind, werden diese Namen den einzelnen

Capiteln einfach vorgesetzt, ohne dass in einer begleitenden Diagnose klargelegt wird, welche Merkmale diesen grossen Gruppen zukommen. Es scheint mir daher, dass eine Verständigung so lange unmöglich sein muss, als diese Autoren nicht klar zum Ausdruck bringen, wie diese Gruppen zu definiren sind.

Was endlich das Fehlen innerer Längsgefässe bei einer Anzahl zu den Ascidiiden (Phlebobranchiata) gehörenden Formen anbelangt, so beurtheile ich diese Fälle anders, als es Sluiter thut. Wie erwähnt, stimme ich mit Sluiter zwar darin überein, dass dieses Fehlen bei manchen Arten darauf zurückzuführen ist, dass secundär Rückbildung eintrat, aber ich ziehe aus diesem Vorkommen einen anderen Schluss. Steht man auf dem Standpunkte Lahille's, so bedeutet der Verlust der Längsgefässe das Schwinden des einzigen ausschlaggebenden Merkmals einer ganzen Ordnung, eines phylogenetisch sehr alten und bedeutungsvollen Merkmals, dessen erstes Auftreten in der Stammesgeschichte der Ascidien zur Gründung einer neuen Ordnung geführt hat. Ein solches Merkmal muss ausserordentlich zäh und stabil erscheinen, während alle anderen Eigenthümlichkeiten, die den Gattungen und Arten zukommen, leichter wechseln und variiren. Es giebt allerdings im Thierreich genug Beispiele dafür, dass bei manchen Arten auch solche alte Gruppenmerkmale gänzlich wieder verschwinden (z. B. parasitäre Crustaceen, Würmer u. s. w.). Tritt das ein, so erfährt die gesammte Organisation des Thieres tiefgreifende Veränderungen.

Betrachtet man aber demgegenüber die Gattung *Ascidiella* (vergl. oben, p. 414), so findet man, wie Roule nachgewiesen hat, dass bei *Asc. lutaria* die inneren Längsgefässe regelmässig fehlen, ohne dass die übrigen Gattungsmerkmale wesentlich verändert wären. Und bei *Asc. scabra* und *cristata* hat der Verlust der inneren Längsgefässe lediglich die Bedeutung einer individuellen Variation, denn die Nachkommen desselben Mutterthieres verhalten sich verschieden: die einen bilden in normaler Weise die Gefässe aus, die andern nicht. Dass eine so weitgehende Variabilität vorkommen könnte, wenn die inneren Längsgefässe die hohe systematische und phylogenetische Bedeutung besässen, die ihnen Lahille zuschreibt, halte ich für durchaus ausgeschlossen. Ich bin daher der Ansicht, dass allein auf Grund des Vorkommens oder Fehlens und der Beschaffenheit der inneren Längsgefässe ein natürliches System der Ascidien sich nicht aufbauen lässt, und dass die Versuche, die von diesem Gesichtspunkte ausgehen, in der That nur zu einem künstlichen System führen.

IV.

Unter den Entwickelungsvorgängen, die den Kiemendarm betreffen, ist die Bildung der Kiemenspalten zweifellos einer der wichtigsten Processe. Zwar fanden wir bereits manche Synascidienembryonen und viele freischwimmende Larven mit zahlreichen Spalten und mehreren

Spaltenreihen augestattet, doch wurden bisher über die Bildungsweise der Spiracula und besonders über das gesetzmässige Auftreten aller späteren Perforationen keine genaueren Angaben vorgetragen. Nur der Durchbruch des ersten oder der beiden ersten Spaltenpaare musste erwähnt werden (p. 808 u. fg.), da er sich wohl immer spätestens bei der freischwimmenden Larve oder bei deren Festsetzung vollzieht. Bei allen Ascidienlarven fanden wir ein mehr oder minder rasch vorübergehendes Stadium, auf dem jederseits im Kiemendarm 2 Spalten durchgebrochen sind. Bei den Monascidien wird dieses Stadium der Kiemenentwickelung zumeist erst von der festsitzenden Larve vollkommen erreicht und besteht hier eine verhältnissmässig längere Zeit hindurch. Bei den Synascidien zeigen gewöhnlich die älteren Embryonen schon zahlreichere Spiracula, und zwei Spaltenpaare finden sich dann nur rasch vorübergehend, so dass dieses frühe Stadium häufig nicht leicht zu beobachten ist, und bei zahlreichen Synascidienembryonen ist es überhaupt noch nicht aufgefunden worden. Es mag immerhin der Fall sein, dass bei diesen letzteren in der That gleich von allem Anfang an gleichzeitig jederseits mehr als zwei Spiracula durchbrechen.

Ich habe auch bereits oben (p. 810) angedeutet, dass diesem Stadium mit zwei Spaltenpaaren zuweilen ein solches vorangeht, das jederseits nur durch ein einziges Spiraculum gekennzeichnet ist. So viel mir bekannt, persistirt nur der Kiemendarm von *Didemnum niveum* etwas längere Zeit auf einer solchen Ausbildungsstufe (Salensky), während in allen anderen Fällen das zweite Spaltenpaar sehr bald nach dem ersten sich bildet. Darauf lassen, wie oben erwähnt wurde, die Abbildungen schliessen, die Julin von *Ciona*-Larven gegeben hat, und auch nach P. J. Van Beneden entsteht bei *Molgula ampulloides* und nach Lacaze-Duthiers bei *Molgula roscovita* jederseits zuerst die vordere und erst kurz darauf die hintere Spalte. Ich glaube wenigstens mit Selys und Damas, dass hier die zuerst aufgetretene Spalte zur vorderen, und nicht zur hinteren wird. Anders soll sich allerdings *Phallusia* (*Ascidiella*) *scabroides* verhalten, bei der nach Ed. Van Beneden und Julin die grössere und ältere Spalte hinter der jüngeren liegt.

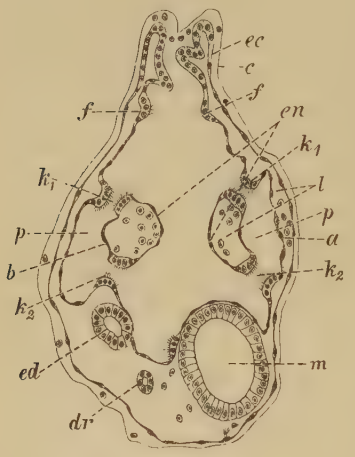
Wie es scheint, völlig oder fast völlig gleichzeitig erfolgt das Auftreten der beiden ersten Spaltenpaare, wie schon Krohn für *Phallusia mammillata* beobachtete, bei *Molgula macrosiphonica* nach Kupffer, *M. Manhattensis* und *Ciona**) nach Willey (1894, 1901), *Ciona*, *Ascidiella*, *Corella* nach Selys**). Zuweilen entwickeln sich die linke und rechte Kiemenhälfte nicht ganz gleichmässig, wie ich es schon für *Clavelina*

*) In seiner ersten Untersuchung (1893) hatte Willey angenommen, dass die beiden ersten Spalten der *Ciona*-Kieme auf jeder Seite durch Theilung einer ursprünglichen entstanden seien. Auf diese Auffassung, die er später aber wieder aufgegeben zu haben scheint, werde ich weiter unten (p. 884) noch näher eingehen müssen.

**) Allerdings hält es Selys-Longchamps (1901) für nicht unwahrscheinlich, dass in manchen Fällen die vordere Spalte kurze Zeit vor der hinteren auftritt.

beobachtet habe, obwohl es mir da bald die eine, bald die andere Seite zu sein schien, die in der Spaltenbildung etwas vorauseilte. Bei *Molgula roscovita* bleibt ziemlich häufig die linke Kiemenhälfte ein wenig zurück, und Lacaze-Duthiers fand hier gelegentlich nur eine Spalte, während rechts bereits zwei vorhanden waren. Auch bei *Molgula ampulloides* entwickelt sich die Kieme auf der rechten Seite etwas rascher (Selys und Damas), während bei *Ascidiella scabroides* umgekehrt die linke vorauseilt (Selys).

Fig. 181.



Frontaler Längsschnitt durch eine festsitzende junge *Ciona intestinalis* mit zwei Kiemenspaltenpaaren (entsprechend Textfig. 84, p. 375). $^{230}/_{1}$. *a* = Aussenwand der Peribranchialräume; *b* = Innenwand derselben; *c* = Aeusserer Cellulosemantel; *dr* = Canal der darmumspinnenden Drüse; *ec* = Ektodermales Hautepithel; *ed* = Enddarm; *en* = Entoderm des Kiemendarms; *f* = Flimmerbogen; k_1 u. k_2 = Vordere und hintere Kiemenspalte; *l* = Primäre Leibeshöhle; *m* = Magen; *p* = Peribranchialräume.

So finden wir also bei den Embryonen oder Larven fast aller Monascidien zu einer bestimmten Zeit jederseits zwei Kiemenspalten geöffnet: ein vorderes und ein hinteres Paar. Auf frontalen Längsschnitten erhält man dann, besonders wenn die Spalten etwas stärker quer gestreckt sind, ganz charakteristische Bilder. Das Entoderm des Kiemendarms faltet sich zumeist zwischen den beiden Spalten mehr oder weniger tief ringförmig ein und bildet bei zahlreichen Ascidien an dieser Stelle den ersten Flimmerreifen oder das älteste innere Quergefäss (vergl. oben, p. 855). So wie beim ersten Beginn der Spaltenbildung (p. 808), stehen häufig auch noch in älteren Larven die hier vom flimmernden Cylinderepithel gebildeten Rahmen der Spalten nicht genau parallel zur Oberfläche, und es kann daher bei Flächenansicht des ganzen Präparates ein oder die andere Kiemenspalte vollkommen verdeckt sein und leicht übersehen werden (Textfig. 181). So haben auch Van Beneden und Julin (1884) bei einem *Clavelina*-Embryo nur eine Reihe von Spalten statt zweier gesehen.

Ein Stadium mit zwei Kiemenspaltenpaaren durchlaufen vielleicht alle Ascidienlarven, aber von diesem an weicht die Entwickelung des Kiemenkorbes nach zwei ganz verschiedenen Richtungen auseinander. Der eine Entwickelungstypus ist dadurch gekennzeichnet, dass jede definitive Kiemenspalte als selbstständige Perforation auftritt und daher von den älteren, bereits vorhandenen Spiraculis völlig unabhängig ist. Der andere Typus ist im Gegentheil dadurch ausgezeichnet, dass nur eine sehr geringe Zahl selbstständiger Perforationen auftritt, und dass die definitiven Spalten durch Theilung und Abschnürung von diesen wenigen ursprüng-

lichen aus sich bilden. Gemeinsam aber ist für beide Typen und allgemeingültig bei der Bildung jeder Kiemenspalte, dass niemals ein Stück der Kiemenwand resorbirt wird und degenerirt, dass also niemals die Spaltenbildung mit einem Substanzverlust verbunden ist, wie dies bei flüchtiger Betrachtung als leicht möglich erscheinen könnte. Die Bildung der Spalten erfolgt vielmehr stets in der bereits oben (p. 808) angedeuteten Weise. Die innere Peribranchialwand verlöthet an einer zunächst sehr kleinen, gewöhnlich kreisförmigen Stelle mit dem Kiemendarmepithel. Bald darauf erfolgt im Centrum dieser Stelle der Durchbruch eines äusserst feinen Canals, indem hier die Zellverbindung sich lockert und die einzelnen Elemente peripher auseinander weichen. Im Umkreise der Perforation gehen die beiden verlötheten Epithelien continuirlich ineinander über und bilden den bewimperten Rand der Kiemenspalte (Textfigur 181). Es scheint, dass diese Wimperzellen zum grössten Theil, in manchen Spalten vielleicht sämmtlich, aus dem Entoderm des Kiemendarmepithels stammen. Auch wenn die Spalten sich vergrössern und durch die ganze Breite des Kiemendarms erstrecken, werden niemals Zellen der Epithelien abgestossen oder resorbirt, sondern es dehnt sich lediglich der die Spalte wie ein Rahmen umgebende Rand aus, indem er die benachbarten flachen Epithelzellen zum Theil vor sich herschiebt, zum Theil, nachdem sie sich histologisch verändert haben, in sich aufnimmt.

Wie bereits Grobben (Doliolum und sein Generationswechsel, 1881) für *Doliolum* festgestellt hat und wie oben (p. 400) für die Ascidien beschrieben wurde, finden sich häufig an den Längsseiten der Kiemenspalten eigenartig differenzirte, ziemlich regelmässig in Längs- und Querreihen angeordnete Zellen, während an den schmalen Enden mehr indifferente Elemente in mehr oder minder unregelmässiger Stellung vorkommen. Diese letzteren können sich theilen und bei der Vergrösserung der Spalten allmählich zu den mit stäbchenförmigen Kernen versehenen Zellplatten der seitlichen Spaltenränder verwandeln; sie bilden also gleichsam eine fest bestimmte Wachsthumszone. Die bereits speciell differenzirten Zellen scheinen sich nicht mehr zu theilen und tragen zur Vergrösserung der Spalten nur dadurch bei, dass sie sich mehr in die Länge strecken.

1. Nach dem **ersten Typus,** d. h. als selbstständige, voneinander unabhängige Perforationen entstehen die Kiemenspalten der Larven fast sämmtlicher Synascidien, *Botryllus* und *Thylacium* ausgenommen, und ebenso entwickeln sich in dieser Weise die Spiracula aller Ascidienknospen, auch bei den Arten, deren Larven einen abweichenden Bildungsmodus aufweisen. In vielen Fällen (vergl. Textfig. 163, p. 783) treten nahezu gleichzeitig bereits in den Embryonen und freischwimmenden Larven sehr zahlreiche Spiracula auf, die jederseits selbst in vier Querreihen angeordnet sein können. Zumeist, wenn freilich auch nicht immer, sind dann alle Spalten nahezu gleich gross; und wenn bei zunehmender

Grösse des Thieres die Zahl der Spiracula wächst, scheinen diese vorwiegend an den ventralen Enden der Spaltenreihen aufzutreten. Allerdings können sich auch neue Spalten als intercalare zwischen die älteren einschieben, doch dürfte das wohl zumeist weniger häufig vorkommen als die Neubildung an der Ventralseite. Endlich treten neue Spalten auch an den dorsalen Enden der Reihen auf. Die oben (p. 381) mitgetheilten Thatsachen über die Grösse der Kiemenspalten werden in vielen Fällen gestatten, auf die Reihenfolge des Auftretens zu schliessen, da die kleinsten Spiracula fast immer auch die jüngsten sein dürften. So scheint z. B. bei *Distaplia Vallii* die Neubildung der Spalten auch am Dorsalende einer jeden Reihe in recht lebhafter Weise vor sich zu gehen, so dass sich auf diese Weise die an beiden Reihenenden abnehmende Grösse der Spiracula erklären möchte. Bei *Clavelina* und sicher auch bei vielen anderen Ascidien erfolgt die Vermehrung der Kiemenspalten in jeder Reihe auf alle drei Arten gleichzeitig, indem nicht nur am ventralen Ende, sondern auch dorsal und mitten zwischen den alten Spiraculis neue auftreten.

So wie die einzelnen Spalten vorwiegend an den Enden der einzelnen Reihen auftreten, scheinen auch die neuen Kiemenspaltenreihen zumeist an der Peripherie des Kiemendarms vorn und hinten sich zu bilden, und vielleicht nur ausnahmsweise dürfte sich bei den Synascidien eine neue Spaltenreihe zwischen die bereits vorhandenen älteren einschieben. Doch muss an dieser Stelle ausdrücklich hervorgehoben werden, dass über das Auftreten der nach dem ersten Typus sich entwickelnden neuen Spalten und Spaltenreihen in der bisher vorliegenden Litteratur so gut wie gar keine Angaben zu finden sind. Nach Salensky liegt bei *Didemnum niveum* die zuerst entstandene Kiemenspalte später im ausgebildeten Thier am dorsalen Ende der ersten Reihe. Von den drei Spaltenreihen, die hier vorhanden sind, wird also die vorderste die älteste, die beiden hinteren werden die jüngeren sein müssen.

Besser bekannt, wenn auch freilich noch nicht genügend genau, ist die Spaltenbildung bei *Clavelina* durch Seeliger (1884). Die beiden ersten Spiracula liegen hier jederseits dorsal, und ein jedes zeigt den Beginn der Bildung einer Spaltenreihe an. Denn sehr bald, noch im Embryo, entsteht in rascher Folge ventral von jeder der vier ersten Spalten eine Anzahl neuer Spiracula, und so findet man in den festgesetzten Larven jederseits zwei Querreihen von etwa $^1/_2$ Dutzend Kiemenspalten, die von der dorsalen nach der ventralen Seite allmählich an Grösse abnehmen (Textfig. 85, p. 376, Fig. 6, Taf. XXVIII). So entsteht ein sehr merkwürdiges Jugendstadium der *Clavelina lepadiformis*, das bereits Milne-Edwards beobachtet, aber allerdings für eine neue Species gehalten und *Clavelina pumilio* benannt hatte. Weiterhin bleiben aber die beiden ältesten Spaltenpaare nicht am dorsalen Ende der Reihen liegen, denn ich habe auch dorsalwärts von den grössten Spiraculis noch kleinere angetroffen, die zweifellos auch jünger sein dürften. Nachdem die beiden ältesten Spaltenreihen durch einen Flimmerreifen sich voneinander ge-

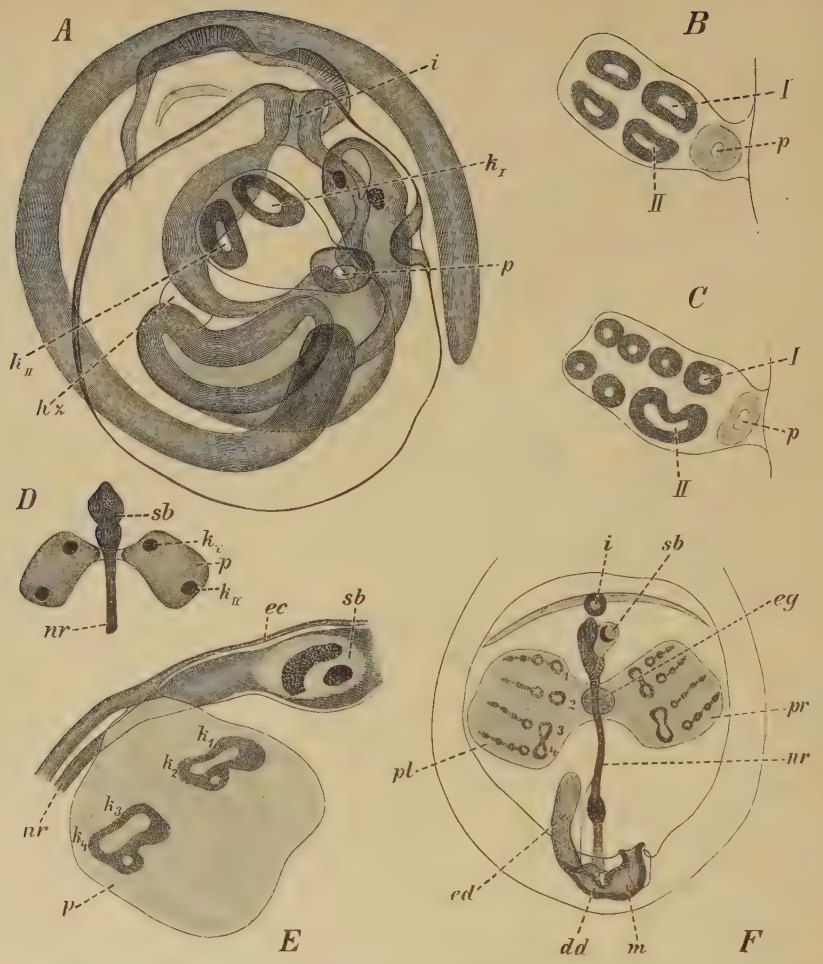
schieden haben, bilden sich vor der ersten und hinter der zweiten ziemlich gleichzeitig je eine neue Reihe, so dass ein vierreihiges Stadium erreicht ist. Die beiden jüngsten Reihen sondern sich von den beiden mittleren und älteren ebenfalls durch Flimmerreifen ab, und ein Uebergreifen von Kiemenspalten aus der einen Querzone in die andere wird dann unmöglich. Neue Kiemenspalten entstehen aber auf diesem Stadium nicht nur an den ventralen und dorsalen Enden der Reihen, sondern auch in der Mitte zwischen den älteren Spiraculis. 33 Tage nach der Festsetzung der Larve fand ich *Clavelina*-Exemplare, die bereits 8 Kiemenspaltenreihen zur Entwickelung gebracht hatten, doch fehlen mir genauere Beobachtungen über die Reihenfolge des Auftretens der Spalten und Spaltenreihen.

Die vorstehende und nachfolgende Beschreibung der letzten Stadien der Kiemenbildung war bereits druckfertig niedergeschrieben, als ich am 16. April 1904 die wichtige Untersuchung Julin's: „Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers" erhielt, in der ein ganz anderer Standpunkt vertreten wird. Ich habe deshalb mein Manuscript zurückbehalten und die Frage der Kiemenspaltenbildung einer erneuten Untersuchung unterzogen. Das Material an älteren Embryonen und Larven und festsitzenden jugendlichen Solitärthieren, das mir zur Verfügung stand, war nur wenig umfangreich und nicht lückenlos, wohl aber besass ich zahlreiche sehr verschiedenalterige Knospen von *Clavelina* und *Perophora*, die mir gestatteten, die meines Erachtens wichtigste Controverse zur Entscheidung zu bringen. Diese besteht darin, dass Julin das Vorkommen des oben beschriebenen Bildungsmodus der Kiemenspalten überhaupt in Abrede stellt: „Or, mes recherches actuelles démontrent que ce second mode*) de formation des stigmates branchiaux n'existe pas". Bei den Embryonen und Larven sowohl, wie bei den Knospen der *Clavelina, Perophora* und *Distaplia*, bei denen Julin die Kiemenspaltenbildung untersucht hat, soll der Vorgang sich im Wesentlichen in der gleichen Weise abspielen, wie es weiter unten für die Larven der Ascidiiden, Cynthiiden und Molguliden beschrieben ist. Ich möchte aber gleich an dieser Stelle bemerken, dass Julin's Darstellung selbst den eben citirten Ausspruch nicht rechtfertigt, denn aus der Beschreibung geht unzweifelhaft hervor, dass vielfach die Kiemenspalten sich als selbstständige Perforationen bilden.

Julin leitet sämmtliche Kiemenspalten des Oozooids, das ist die aus dem befruchteten Ei entstandene Form, von nur zwei primären Spalten-

*) Diesen zweiten, nunmehr geleugneten Modus der Spaltenbildung definirt Julin selbst mit folgenden Worten: „L'autre (mode de formation) serait caractérisé par le fait que chaque stigmate d'une même rangée transversale se formerait par une petite perforation locale, autonome et distincte, des parois épithéliales branchiale et péribranchiale interne accolées".

Fig. 182.



A = Embryo der *Clavelina Rissoana*, von links gesehen. *B* = Linker Peribranchialraum eines etwas älteren Embryos. *C* = Dieselbe Region aus einem noch entwickelteren Embryo. *D* = Die Peribranchialregion eines Embryos von *Distaplia magnilarva* in Dorsalansicht. *E* = Rechter Peribranchialraum eines älteren *Distaplia*-Embryos. *F* = Noch weiter vorgerücktes Stadium in Dorsalansicht. (Nach Julin.)

dd = Darmumspinnende Drüse; *ec* = Ektoderm; *ed* = Enddarm; *eg* = Egestionsöffnung; *hz* = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; k_I u. k_{II} = Die beiden primären Kiemenspaltenpaare; k_1, k_2, k_3, k_4 = Die vier ersten Kiemenspaltenpaare, durch Theilung der beiden ersten entstanden; *m* = Magen; *nr* = Nervenrohr; *p* = Peribranchialraum; *pl* u. *pr* = Linker und rechter Peribranchialraum; *sb* = Sinnesblase; *I* u. *II* = Die beiden ersten Kiemenspaltenreihen der *Clavelina*; *1, 2, 3, 4* = Die vier Spaltenreihen der *Distaplia*.

paaren ab, die er als wahre „fentes branchiales“ bezeichnet (vgl. über diese und über die diesen gleichwerthigen primären Protostigmata von Selys und Damas weiter unten, p. 884). Auf jeder Seite liegen die beiden Spalten hintereinander, so dass ein vorderes und hinteres

Paar unterscheidbar ist; alle vier Perforationen entstehen nahezu gleichzeitig, und das Flimmerepithel, das sie umgrenzt, soll ausschliesslich von Entodermzellen gebildet werden.

Bei *Clavelina Rissoana* und *lepadiformis* sollen sich sämmtliche definitiven Spiracula des ausgebildeten Thieres durch Theilung und Abspaltung von diesen beiden primären Spaltenpaaren aus entwickeln, und zwar in einer Weise, die mit dem weiter unten beschriebenen zweiten Bildungsmodus, der schon lange für die Monascidien bekannt ist, vollkommen übereinstimmt. Die beiden ersten Perforationen, die jederseits auftreten, werden rasch zu ziemlich ansehnlichen Querspalten (Textfig. 182 *A*), die sich noch während der letzten Embryonalzeit zweimal quer theilen. So entstehen zunächst jederseits 4 Querspalten (Textfig. 182 *B*) und dann 8 rundliche Perforationen, die in zwei Querreihen hintereinander angeordnet sind (Textfig. 182 *C*). Ich finde dagegen, dass die 4 oder 5 rundlichen Kiemenspalten jeder Reihe sämmtlich als selbstständige und voneinander unabhängige Perforationen entstehen, und namentlich die von Julin so deutlich gezeichneten Stadien von 2 und 4 Spaltenpaaren (*A* u. *B*) enthielt mein Material nicht. Ich kann auch hier meine Bedenken nicht ganz unterdrücken, ob es überhaupt möglich ist, solche Bilder, wie sie die zuletzt angeführten Figuren zeigen, bei Seitenansicht des Embryos zu Gesicht zu bekommen. Wie ich bereits oben (p. 868) erwähnt habe, und wie auch Textfig. 168 (p. 809) zeigt, stehen die Spiracula der vorderen und hinteren Reihe bei den Embryonen und Larven der *Clavelina* und auch bei manchen anderen Ascidien fast senkrecht zueinander, und sie können daher nicht gleichzeitig als so umfangreiche Schlitze erscheinen, wie es die Abbildungen zeigen. Van Beneden und Julin hatten daher früher (1884) auch nur eine Spaltenreihe wahrgenommen. Ich bin demnach geneigt, Julin's Auffassung darauf zurückzuführen, dass die seitlichen Divertikel des Kiemendarms, an deren Grund die wahren Kiemenspalten liegen, und ein Theil der Peribranchialräume für die Kiemenspalten gehalten, diese selbst aber, die auf den ersten Stadien nur als winzige Durchbrechungen vorhanden sind, vollständig übersehen wurden.

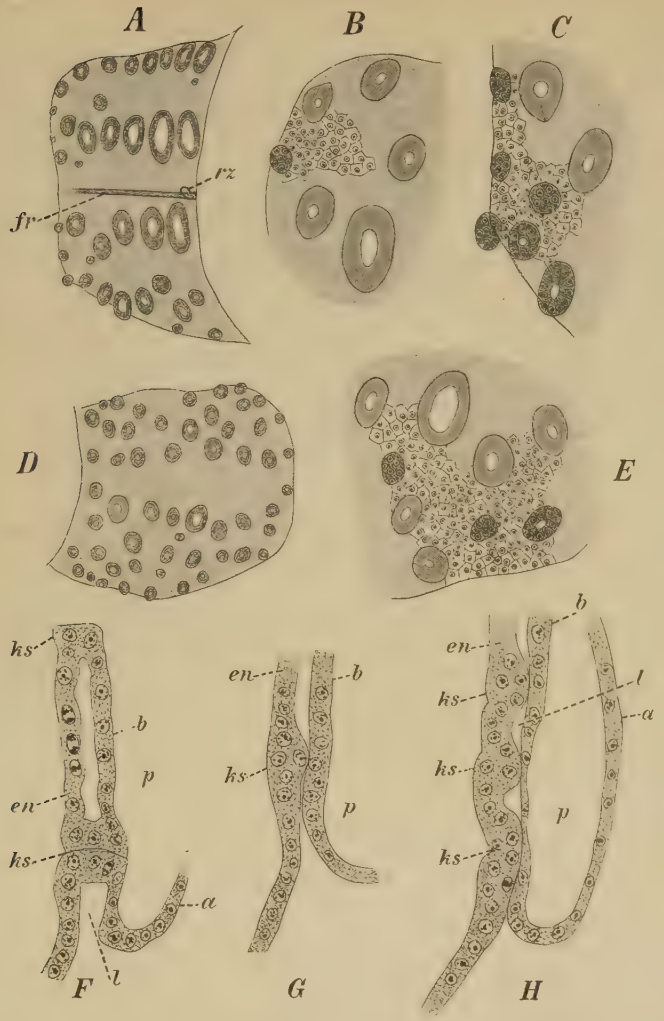
In zutreffender Weise lässt Julin die späteren Spalten in jeder Reihe — und zwar bei *Clavelina* ebenso wie bei *Distaplia* und *Perophora* — zunächst am ventralen Reihenende, dann aber auch dorsal und intercalar entstehen. Wenn Julin auch zugiebt, dass die Lumina aller späteren Spalten der beiden ersten Reihen niemals miteinander communiciren, so ist er doch der Ansicht, dass die Ränder der jüngeren Spalten als solide Zellhäufchen von den älteren Spaltenrändern sich abtrennen, und dass daher das Epithel aller Spiracula, an welcher Stelle des Kiemendarms diese auch immer liegen mögen, in letzter Instanz von dem der beiden primären Spaltenpaare sich abgeschnürt und abgezweigt habe. Das kann ich aber nicht bestätigen, und ich werde weiter unten beschreiben, wie einzelne Spiracula der *Clavelina*-Knospen als Perforationen

der an Ort und Stelle liegenden und nicht erst nachträglich dorthin verschobenen Zellgruppen entstehen, nachdem das Kiemendarmepithel und innere Peribranchialepithel an den entsprechenden Punkten miteinander verwachsen waren.

Die beiden ersten Spaltenreihen jeder Seite werden von Julin als „rangées transversales primitives" bezeichnet, und sie verwandeln sich dadurch in vier „rangées transversales secondaires", dass alle Spalten durch Quertheilung in zwei hintereinander liegende Stigmata zerfallen. Zuerst theilen sich die dorsal gelegenen Spalten, dann die noch kleinen jüngsten ventralen, so dass eine Zeitlang auf jeder Seite in der Mittelzone die zwei primitiven Querreihen bestehen, während ventral und dorsal bereits vier secundäre zu zählen sind. Bei den festsitzenden Larven der *Clavelina* habe ich die Entstehung des vierreihigen Stadiums aus dem zweireihigen einer erneuten Untersuchung nicht unterziehen können, da mir das betreffende Material fehlte. Wohl aber habe ich bei den Knospen die Bildung der vier ersten Kiemenspaltenreihen geprüft und hier in keinem Falle eine Theilung der Spalten angetroffen (vergl. unten, p. 876).

Bei den Embryonen der *Distaplia* und *Perophora* erfolgt nach Julin die Umbildung der beiden primären Spaltenpaare in etwas anderer Weise als bei *Clavelina*. Es theilen sich nämlich die beiden ersten Spalten jeder Seite (Textfig. 182 *D*) durch je eine transversal verlaufende Einschnürung in je 2 hintereinander und nicht nebeneinander liegende Spalten (Textfig. 182 *E*), die vier secundären Protostigmata der Monascidienlarven entsprechen sollen (siehe unten, p. 884). Aus jeder dieser 4 Spalten wird eine Spaltenreihe, indem ein Theil des verdickten Randepithels sich abschnürt und in der Mitte eine Perforation erhält. Die in einer Reihe nebeneinander liegenden Spaltenanlagen sind durch einen Querstreifen verdickten Kiemendarmepithels miteinander verbunden (Textfigur 182 *F*). Die Spalten jeder Reihe vermehren sich weiterhin so wie bei *Clavelina* zuerst am ventralen, dann am dorsalen Reihenende, und genau so wie bei dieser finden sich endlich jederseits vier Kiemenspaltenreihen. Bei *Clavelina* wird dieses Stadium erst lange Zeit nach der Festheftung erreicht, und es erfolgt später noch eine weitere Vermehrung der Reihenzahl; bei *Distaplia* und *Perophora* trägt bereits die freischwimmende Larve vier Reihen, und eine weitere Zunahme tritt nicht mehr ein. Meines Erachtens sind zweifellos die vier ersten Spaltenreihen der *Clavelina* denen der andern hier erwähnten Ascidien durchaus gleichwerthig, obwohl sie Julin dort als secundäre, bei *Distaplia* und *Perophora* als primitive Reihen bezeichnet. In der Voraussetzung, dass Julin's Angaben über die Art und Weise der Spaltenvermehrung zutreffend wären, lässt sich der Gegensatz zwischen *Clavelina* einerseits, *Perophora* und *Distaplia* andererseits darauf zurückführen, dass bei den letzteren die Quertheilung der Spalten, die zur Entstehung eines vierreihigen Stadiums führt, auf die frühe Entwickelungsstufe zurückverlegt erscheint, wenn erst zwei Spaltenpaare vorhanden sind, und dass dieser

Fig. 183.



Bildung der Kiemenspalten bei *Clavelina*-Knospen.

A Linker Peribranchialraum einer jungen Knospe, $^{144}/_{1}$; *B* Der vordere ventrale Theil; *C* Der hintere ventrale Abschnitt bei stärkerer Vergrösserung, $^{400}/_{1}$; *D* Rechter Peribranchialraum einer kleineren, aber mit zahlreicheren Spalten versehenen Knospe, $^{144}/_{1}$; *E* Hinterende stärker vergrössert, $^{400}/_{1}$; *F*, *G*, *H* Drei Schnitte durch das Hinterende des rechten Peribranchialraums einer gleichalterigen Knospe, $^{550}/_{1}$.

b = Innere Wand des Peribranchialraums; *en* = Entodermepithel des Kiemendarms; *fr* = Flimmerreifen; *ks* = Kiemenspalten, resp. Anlagen solcher; *l* = Leibeshöhle; *p* = Peribranchialraum; *rz* = Rückenzapfen.

Theilung die Bildung von Spaltenreihen erst folgt, während bei *Clavelina* zuerst die Reihenbildung und dann erst die Quertheilung eintreten soll. Ich bin daher der Meinung, dass die Unterscheidung von primitiven und

secundären Querreihen in dem von Julin definirten Sinne nicht ganz gerechtfertigt ist.

Obwohl die Entwickelungsvorgänge in den Knospen erst im folgenden XV. Capitel im Zusammenhang besprochen sind, möchte ich doch die Bildung der Kiemenspalten gleich an dieser Stelle behandeln, einmal, um zu der Auffassung Julin's sofort Stellung nehmen zu können, sodann auch, um für die Deutung der weiter unten beschriebenen embryonalen Vorgänge Vergleichsmaterial zu gewinnen.

Ich hatte, wie Kowalevsky, für die Ascidienknospen festgestellt, dass die Kiemenspalten als selbstständige Perforationen entstehen, nachdem die innere Peribranchialwand und das Kiemendarmepithel an zahlreichen Stellen miteinander sich innig verbunden haben. In Uebereinstimmung mit Julin finde ich jetzt, dass der Verklebung und Verwachsung der beiden Epithelien an den meisten Stellen die Bildung von entodermalen, buckelförmigen Aussackungen des Entoderms vorausgeht (Textfig. 183 *F*, *G*, *H*), in deren Centrum später die Kiemenspalte zum Durchbruch gelangt. Das Peribranchialepithel kann an diesen Stellen ganz flach bleiben, so dass sein Antheil bei der Bildung des flimmernden Spaltenrahmens kaum in Frage kommt. Es kommt sogar zuweilen vor, dass sich die äussere, dem Peribranchialepithel verbundene Seite der Entodermausbuchtung trichterförmig erweitert, und dass dann der ganze Spaltenrand vom Entoderm begrenzt wird. Besonders bemerkenswerth scheinen mir die Fälle zu sein, in denen die Kiemenspaltenbildung im Entoderm ausserhalb des Bereichs des Peribranchialraums, aber in dessen unmittelbarer Nachbarschaft beginnt. So sieht man in Textfigur 183 *C* eine runde Entodermausstülpung, die fast vollkommen ventral und hinter dem äussersten Rande des inneren Peribranchialepithels gelegen ist. Erst nachdem sich der Peribranchialraum vergrössert hat und sein Innenepithel die Entodermausbuchtung vollständig überwachsen hat, kann hier die Kiemenspalte zum Durchbruch gelangen.

Dieses Beispiel lehrt überzeugend, dass die einzelnen Kiemenspalten sich völlig unabhängig voneinander bilden, und ein Blick auf die Textfiguren 183 wird das ohne Weiteres noch für manche anderen Spaltenanlagen bestätigen, die von älteren Kiemenspalten weit entfernt liegen und als winzige Verdickungen des Entoderms eben erst hervortreten. Diese Ausbuchtungen sind an Ort und Stelle entstanden und nicht erst nachträglich dahin gelangt, wo sie jetzt liegen.

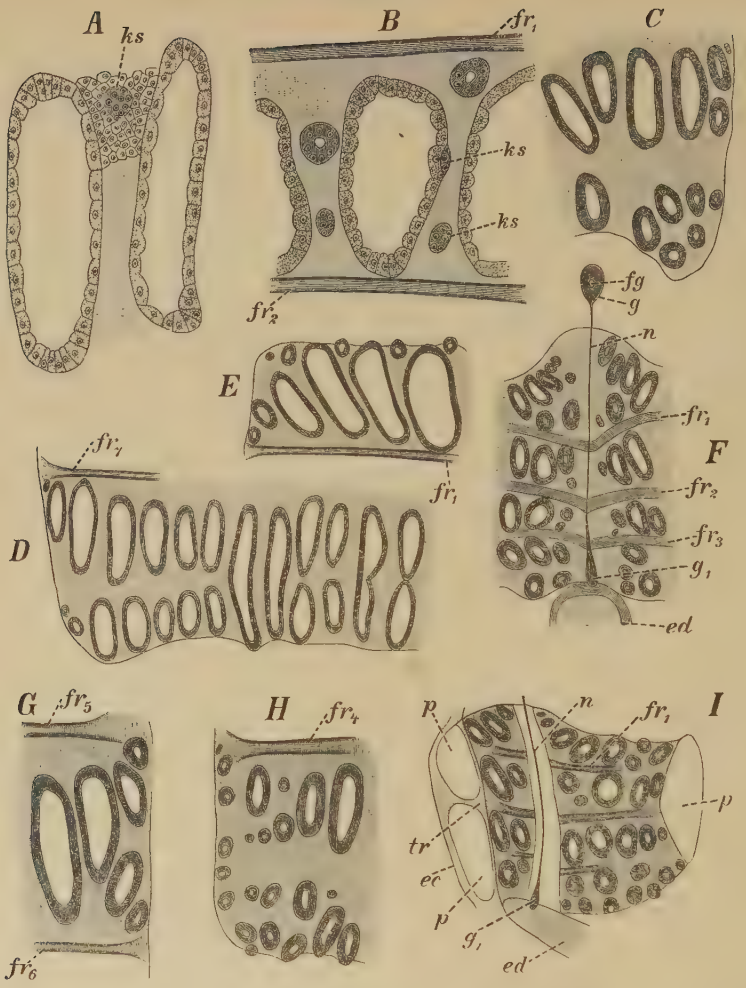
Mit dieser Bildungsweise ist es sehr wohl verträglich, dass an solchen Stellen des Kiemenkorbes, die in lebhaftem Wachsthum begriffen sind und in dichter Nachbarschaft zahlreichere Kiemenspalten zur Entwickelung bringen, eine grössere Zone des Kiemendarmepithels mehr oder minder gleichmässig verdickt erscheint und trotzdem mehrere völlig gesonderte Spaltenausstülpungen hervorbringt. Das erkennt man z. B. in Textfigur 183 *H*; aber schon in der nächsten Nähe (*G*) zeigt das Epithel

seine normale Dicke, ohne die Fähigkeit zur Spaltenbildung hier verloren zu haben.

Die Spiracula der vier ersten Reihen der durch Knospung entstandenen Blastozooide der *Clavelina* und alle Spalten der *Perophora*- und *Distaplia*-Knospen, die selbst im voll entwickelten Stadium nur 4 Reihen tragen, entstehen auch nach den Beobachtungen von Julin in der hier beschriebenen Art und Weise als selbstständige Perforationen. Der einzige wichtigere Unterschied zu meinen Befunden liegt darin, dass die einzelnen Spaltenanlagen einer jeden Reihe durch eine quer verlaufende, leistenförmige Verdickung des Entodermepithels miteinander verbunden sind. In diesen vier entodermalen Quersträngen erst entstehen, wie schon Kowalevsky's Abbildungen zeigten, die scheibenförmigen Verdickungen und buckelförmigen Erhebungen, die später die Rahmen der einzelnen Spiracula bilden. Bei *Clavelina*-Knospen, die ich allerdings jetzt nicht mehr auf ganz frühen Bildungsstadien angetroffen habe, konnte ich diese reifenförmigen Verdickungen im Bereiche der Spaltenreihen nicht nachweisen, wenngleich ich gelegentlich grosse, unregelmässigere scheibenförmige Verdickungen sah, die mehrere Spaltenanlagen verbanden.

Als ein weiterer Unterschied ist mir der aufgefallen, dass in den von mir gesammelten *Clavelina*-Knospen die ersten Spiracula durchaus nicht in so regelmässigen Querreihen angeordnet waren, wie es nach Julin's Darstellung zu erwarten wäre. Ich habe keine Knospe gesehen, in der sämmtliche bereits vorhandenen Spalten genau in 4 Reihen gestanden hätten, sondern die Anordnung war zunächst mehr oder minder unregelmässig, und erst das Auftreten der inneren Quergefässe, der sog. Flimmerreifen, bedingte die ausgeprägte Reihenstellung. Häufig finden sich schon in ziemlich jungen Knospen verhältnissmässig sehr zahlreiche Spiracula. In unregelmässiger Vertheilung liegen sie im ganzen Bereich der Peribranchialräume, und nur eine mittlere Querzone ist auf jeder Seite von Perforationen frei. Das ist die Region, in der bald früher, bald später, der erste Flimmerreifen sich bildet. Zuweilen sind auf diesen jugendlichen Stadien die Kiemenspalten bereits so zahlreich aufgetreten, dass sie, wenn später die Anordnung in Querreihen sich vollzogen hat, nicht nur auf 4, sondern gleich auf 6 Reihen sich vertheilen. Ich möchte aber ausdrücklich hervorheben, dass dieses soeben erwähnte Verhalten nicht die Regel, sondern die Ausnahme bedeutet, und dass zumeist die Spiracula ganz allmählich erst in grösserer Zahl erscheinen und dann auch eine grössere Regelmässigkeit der Anordnung erkennen lassen. Aber auch in diesen Fällen beobachtet man leicht, dass, wenn drei Flimmerreifen aufgetreten und scheinbar nur vier Kiemenspaltenreihen vorhanden sind, vor der ersten und namentlich hinter der letzten Reihe bereits mehrere Spiracula durchgebrochen sind, die später zwei neuen Reihen, der ersten und sechsten, angehören und nicht in die bereits vorhandenen einbezogen werden (Textfig. 183 *A*—*E*, 184 *F*, *H*, *I*).

Fig. 184.



Kiemenspaltenbildung bei *Clavelina lepadiformis*.

A = Bildung einer intercalaren Spalte zwischen zwei alten. $^{300}/_{1}$. *B* = Intercalare Spaltenbildung aus der 2. Reihe einer Knospe mit 8 Spaltenreihen. $^{300}/_{1}$. *C* = Ventralende der 7. und 8., noch nicht vollständig gesonderten Spaltenreihe. $^{200}/_{1}$. *D* = Sonderung in die 8. und 9. Spaltenreihe. $^{108}/_{1}$. *E* Aus demselben Thier; Sonderung in die 1. und 2. Reihe. $^{108}/_{1}$. *F* = Jüngere Knospe in Dorsalansicht, nur die Perithoracalregion ist eingezeichnet worden. $^{108}/_{1}$. *G* = Ventralende der 6. rechten Kiemenspaltenreihe (dasselbe Individuum wie *C*). $^{200}/_{1}$. *H* = Ventralenden der beiden letzten (5. und 6.) Spaltenreihen. $^{200}/_{1}$. *I* = Kiemenkorb einer jüngeren Knospe von dorsal-rechts gesehen. $^{108}/_{1}$.

ec = Ektoderm; *ed* = Enddarm; *fg* = Flimmergrube; *fr* = Flimmerreifen, von vorn nach hinten zu entsprechend ihrer Stellung mit den aufeinander folgenden Zahlen bezeichnet; *g* = Ganglion; g_1 = Hintere gangliöse Anschwellung des Nervenstranges; *ks* = Kiemenspaltenanlage; *p* = Peribranchialraum; *n* = Dorsaler Nervenstrang; *tr* = Trabekel.

Während bei *Clavelina producta*, sowie bei *Distaplia* und *Perophora* nur 4 Spaltenreihen vorhanden sind, steigt die Reihenzahl bei *Clavelina lepadiformis* auf über ein Dutzend. Nach Julin soll die Vermehrung der Spaltenreihen dadurch zustande kommen, dass alle Spalten einer Reihe durch Quertheilung in zwei Spiracula zerfallen, und zwar geschieht diese Verdoppelung der Reihen in streng gesetzmässiger Aufeinanderfolge. Zuerst spaltet sich die 4., dann die 1. Reihe, so dass nunmehr 6 Reihen gebildet erscheinen. Dann verdoppeln sich zunächst wieder die 6. und hierauf die 1. und so weiter, immer nur abwechselnd die beiden äussersten Reihen, während alle mittleren ungetheilt bleiben. Es bilden sich also die neuen Reihen ausschliesslich am vordersten und hintersten Ende, und das stimmt vollkommen mit meinen Befunden überein, auf die ich bereits oben (p. 856) hinweisen musste, als ich ausführte, dass der zuerst entstandene, älteste Flimmerreifen in der Mitte des Kiemendarms liegen bleibt, während die neuen jüngeren immer nur vorn und hinten sich bilden.

Die neuen Kiemenspaltenreihen bei *Clavelina* treten aber nicht immer genau abwechselnd zuerst hinten und dann vorn auf, sondern bald eilt das hintere, bald auch das vordere Ende in der Entwickelung voran. Zu beachten ist auch, dass eine neue Reihe nicht in ihrer ganzen Länge gleichzeitig mit einem Mal erscheint, sondern fast immer differenzirt sie sich zuerst am dorsalen und ventralen Ende und erst später in der Mitte. An den beiden Enden einer Querreihe, dorsal und ventral, habe ich niemals eine typische Halbirung der schlitzförmigen Kiemenspalten, wie sie Julin erwähnt, angetroffen, sondern nur im mittleren Bereich der Spaltenreihen älterer Knospen sah ich Bilder, die auf Zweitheilungen hinweisen. Textfigur 184 *D* zeigt die Bildung der 8. und 9. Spaltenreihe, und es fällt sofort auf, dass einige der mittleren Spiracula eine ganz bedeutende Länge erreicht haben. Auch in den vorderen Reihen haben die Spalten eine starke Längsstreckung erfahren, und daher erscheint der ganze Kiemendarm auffallend gross. Die beiden letzten Spalten rechts zeigen Einschnürungen, die die Deutung nahe legen, dass es sich um verschieden weit vorgeschrittene Zweitheilungen handelt, und die beiden weiter links gelegenen Spaltenpaare scheinen aus solchen Halbirungen entstanden zu sein. Indessen möchte ich doch, da ich die fortlaufenden Entwickelungsstadien an lebenden Knospen nicht untersucht habe, die Frage aufwerfen, ob nicht vielleicht auch an der einen oder anderen Stelle die Entwickelung in umgekehrter Richtung verlaufen kann, und zwei von Anfang an getrennte Spiracula zu einer Spalte zusammenfliessen.

Eine solche Verschmelzung zweier getrennten Spalten zu einem Spiraculum ist allerdings bislang nicht beobachtet worden und scheint auch in Rücksicht auf die unausgesetzt zunehmende Zahl der Spalten nicht sehr wahrscheinlich zu sein. Führen aber die eben erwähnten Halbirungen der langgestreckten Spiracula thatsächlich zu einer Verdoppelung der Spaltenreihen, so unterschiede sich *Clavelina* in einer Beziehung nicht

unwesentlich von den Monascidien, bei denen in regelmässiger Weise die Verdoppelungen der Reihen durch Halbirungen aller Spalten erzielt werden. Bei diesen Monascidien entstehen gleichzeitig mit der Halbirung der Spalten parastigmatische Quergefässe, die sofort zu inneren Quergefässen werden und zwischen den Reihen verlaufen, sobald sich diese verdoppelt haben. Die Flimmerreifen der *Clavelina* entstehen unabhängig von den sich halbirenden Spalten, längere Zeit nachdem die Quertheilungen sich vollendet haben. Die die Spalten theilenden Brücken bleiben ganz im primären Kiemengerüst interspiracular liegen, ohne sich zunächst nach innen einzufalten. Daher kommt es, dass zweifellos nicht alle Halbirungen der Spalten zu einer Verdoppelung der Reihen führen. Niemals geschieht das in den mittleren Reihen, die bereits zwischen zwei Flimmerreifen eingeschlossen sind und sich überhaupt nicht mehr verdoppeln. Theilt sich hier eine Spalte, so verschieben sich die beiden Hälften gegeneinander und vergrössern sich, bis sie wieder die volle Länge erreicht haben und in derselben Querreihe gleichmässig nebeneinander liegen. Etwas Aehnliches scheint auch in der äussersten vorderen und hinteren Reihe vorkommen zu können.

In Textfigur 184 *D* sind alle ventral von der grossen linken Spalte gelegenen Spiracula zweifellos viel jünger als die mittleren Spalten, und sie können daher auch nicht durch Halbirung einer grossen Spalte, sondern müssen als selbstständige Perforationen entstanden sein. Aehnlich wie das ventrale Ende verhält sich das dorsale.

Noch deutlicher erweist die Untersuchung jüngerer Knospen, die noch weniger zahlreiche Kiemenspaltenreihen besitzen, dass diese nicht durch Halbirung alter Spiracula der äussersten Reihen, sondern dadurch entstehen, dass neu aufgetretene Perforationen zu neuen Reihen sich gruppiren. Im Gegensatz zu den älteren, mit sehr langen, schlitzförmigen Spalten versehenen Knospen sind in jüngeren die Spiracula noch mehr rundlich, und diese halbiren sich an keiner Stelle des Kiemendarms; daher bilden sich, im Unterschied zu jenen älteren Knospen, in den jüngeren alle Spalten einer neuen Reihe, und nicht nur die ventralen und dorsalen, als voneinander unabhängige Perforationen. Textfigur 184 *I* erweist das für die am Hinterende in Bildung begriffene 5. Spaltenreihe, Textfig. 184 *F* für die vorn und hinten sich differenzirende 1. und 6. Textfig. 184 *H* zeigt das ventrale Hinterende eines Kiemenkorbes, in dem sechs Spaltenreihen bereits deutlich gesondert sind, wenngleich der fünfte, die beiden letzten Reihen trennende Flimmerreifen noch nicht bis zur Ventralseite vorgedrungen ist. In der 6. Zone bereitet sich schon die Sonderung einer neuen, 7. Reihe vor, denn am hintersten Ende sind bereits einige Spalten durchgebrochen, die dieser neuen Reihe angehören werden.

Ob ausser diesen beiden eben beschriebenen Modis der Vermehrung der Spaltenreihen (selbstständige Perforationen und Theilung der Spalten) bei den Ascidienknospen noch ein dritter vorkommt, der sich dadurch

kennzeichnet, dass von den vorderen Spaltenränder der ersten und von den hintersten der letzten Reihe solide Zellgruppen sich abschnüren und nachträglich von einem Spaltengang perforirt werden und zu grösseren, in einer besonderen Reihe angeordneten Spiraculis heranwachsen, habe ich nicht feststellen können. Unwahrscheinlich aber ist das nicht. Das in Textfigur 184 *E* gezeichnete Vorderende eines Kiemenkorbes zeigt zwischen und vor den grossen Spalten ganz kleine, junge Spaltenanlagen in ziemlich regelmässiger Reihenstellung, und ich nehme an, dass diese Anlagen später eine neue Reihe bilden werden und vom Rande der älteren Kiemenspalten vielleicht sich abgeschnürt haben könnten.

Hervorheben aber möchte ich besonders das Eine, dass bei der Bildung einer neuen Spaltenreihe am Vorder- oder Hinterende der Kiemen einer *Clavelina*-Knospe niemals eine gleichmässige Halbirung aller Spalten einer Reihe eintritt, wie es zweifellos bei vielen Monascidien der Fall ist. Vielmehr bilden sich im ganzen äussersten ventralen und dorsalen Bereiche, wo die Spaltenbildung besonders lebhaft vor sich geht, und auch in der Mitte vorn und hinten, sehr zahlreiche Spiracula, die einer neuen Reihe angehören sollen, aus neuen selbstständigen Perforationen, auch wenn benachbarte Spalten sich wirklich halbiren.

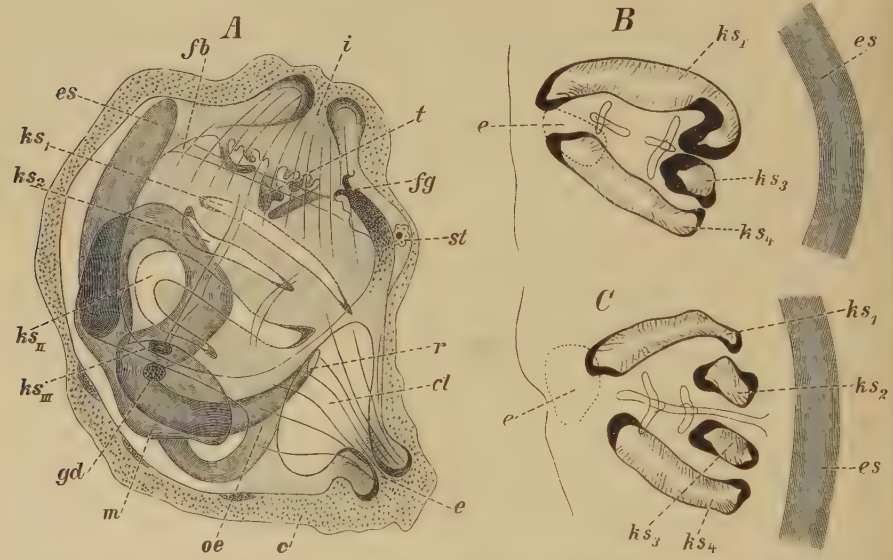
Die Vermehrung der Zahl der einzelnen Spiracula in jeder Reihe erfolgt in den älteren Knospen in genau der gleichen Weise, wie es oben (p. 870) bereits für die Embryonalstadien geschildert worden ist, d. h. die neuen Spalten entstehen am ventralen und dorsalen Ende und intercalar. So wie in den jungen Knospen treten die Spaltenanlagen fast sämmtlich als selbstständige Verdickungen und Erhebungen des Entodermepithels auf, zuweilen aber doch auch in der nächsten Nähe und in gewisser Abhängigkeit von dem alten Spaltenepithel. Textfigur 184 *B* zeigt neben der mittleren Spalte eine solche, nur aus wenigen Entodermzellen bestehende Anlage. Sie grenzt unmittelbar an das Flimmerepithel des Spaltenrahmens, aber ich halte es für ausgeschlossen, dass sie aus solchen Zellen hervorgeht, die sich an der Auskleidung der Spalte bereits betheiligt und in der bekannten (vgl. p. 400) eigenartigen Weise schon differenzirt haben. Vielmehr sind es die benachbarten einen noch indifferenteren Charakter tragenden und das Kiemendarmlumen begrenzenden Entodermzellen, aus denen das Epithel der neuen Spalte hervorgeht.

Für die meisten durch zahlreichere Kiemenspaltenreihen ausgezeichneten Synascidien fehlt jede Andeutung dafür, in welcher Weise sowohl die einzelnen Spalten in jeder Reihe sich vermehren, als auch die Zahl der Reihen selbst zunimmt. Dass im Besonderen die Reihen durch gleichzeitige Quertheilung aller nebeneinander liegenden Spalten sich verdoppeln, ist meines Wissens nirgend mit Sicherheit festgestellt worden.

2. **Der zweite Typus** der Kiemenspaltenbildung, bei dem die definitiven Spiracula durch Theilung und Spaltung weniger primären Perforationen entstehen, kennzeichnet sich sehr frühzeitig dadurch, dass die beiden ersten Spalten auf jeder Seite sich zu sehr langen Quer-

schlitzen ausdehnen, die fast durch die ganze Breite des Kiemendarms reichen (Textfigur 84, p. 375). Gewöhnlich zieht dieses Stadium mit zwei Kiemenspaltenpaaren rasch vorüber, bei *Corella parallelogramma* aber fand Selys (1901) noch in solchen Larven, die in den Aquarien bereits drei Wochen lang festsitzend lebten, die gleiche Zahl Kiemenspalten vor. Solche Larven waren schon den älteren Autoren (P. J. Van Beneden, Krohn) bekannt, aber die Theilung und Auflösung dieser primären Spalten in die definitiven Spiracula haben erst viel später Van Beneden und Julin (1885) für *Phallusia scabroides**) festgestellt. Garstang (1892)

Fig. 185.



A Junge *Molgula ampulloides*, von links gesehen. (Nach Selys-Longchamps und Damas.) $^{100}/_{1}$. *B* und *C* Theilung der beiden ersten primären Protostigmata in die vier secundären bei *Ciona*. (Nach Julin.)

c = Aeusserer Cellulosemantel; *cl* = Cloakenhöhle; *e* = Egestionsöffnung; *es* = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *gd* = Geschlechtsdrüse; *i* = Ingestionsöffnung; ks_1, ks_2, ks_3 und ks_4 = Die vier ersten secundären Protostigmata; ks_I und ks_{II} = Das erste und zweite primäre Protostigma, hufeisenförmig gekrümmt, Vorbereitung zum Zerfall in die secundären Protostigmata; ks_{III} = Das dritte primäre Protostigma; *m* = Magen; *oe* = Oesophagus; *r* = Rectum; *st* = Statolith; *t* = Mundtentakel.

fand einen ähnlichen Vorgang des Zerfalls der primären Spalten in die definitiven Spiracula bei den Larven von *Botryllus* und *Thylacium*; Willey und Seeliger (1893) beobachteten den gleichen Process bei *Ciona intestinalis*, Selys-Longchamps und Damas bei *Molgula ampulloides*, *Ciona*, *Ascidiella*, *Corella*, und Julin (1904) glaubt, dass dieser

*) Nach Selys-Longchamps (1901) ist diese *Phallusia* zweifellos identisch mit der von Kjaer (1893) als *Ascidiella aspersa* O. F. Müller angeführten Ascidie. *Ascidiella scabra* kann höchstens als eine Varietät dieser betrachtet werden.

zweite Bildungstypus überhaupt nur als der einzige unter den Ascidien vorkäme. Im Einzelnen stimmen die Ergebnisse, zu denen die verschiedenen Autoren gelangt sind, nicht vollständig miteinander überein. Wenn vielleicht auch sehr wahrscheinlich da und dort Beobachtungsfehler begangen wurden, so ist es andrerseits doch auch gewiss, dass verschiedene Species bei der Bildung der Kiemenspalten zwar im Grossen und Ganzen den gleichen Entwickelungstypus einhalten, im Einzelnen aber nicht unbedeutende Unterschiede zeigen werden.

a. Bildung der Primärspalten, primäre und secundäre Protostigmata. Krohn nahm an, dass sich bei *Phallusia mammillata* zwischen den beiden ersten Spalten jeder Seite zwei hintereinander liegende neue bilden, die die zweite und dritte Spaltenreihe bestimmen, während die beiden zuerst entstandenen an erster und vierter Stelle liegen bleiben. Später bricht noch eine fünfte Spalte durch, die am weitesten nach hinten liegt und der fünften Spaltenreihe entsprechen müsste. Van Beneden und Julin haben dann bei *Phallusia* (*Ascidiella*) *scabroides* noch eine sechste, hinterste Spalte nachgewiesen, die auch bei *Ciona* und *Molgula* vorkommt, und diese sechs Spalten als Primärstigmata bezeichnet, weil aus ihnen durch Theilung die definitiven oder secundären Stigmata hervorgehen.

So wie Krohn fanden auch die belgischen Autoren und, bei *Ciona*, Seeliger, dass zwischen den beiden zuerst entstandenen Primärspalten zwei folgende sich einschieben. Nach meinen Beobachtungen*) liegen an zweiter und dritter Stelle die in der ontogenetischen Entwickelung zeitlich als vierte und dritte auftretende Spalte, während nach Van Beneden und Julin die zeitlich als vierte und fünfte gebildete Primärspalte diese Stellung einnehmen. Für die fünfte und sechste Spalte stimmen nach meinen Befunden die Lage und Reihenfolge im ontogenetischen Auftreten überein, während nach den belgischen Forschern die zeitlich als dritte aufgetretene Spalte an fünfter Stelle liegt (vgl. die Tabelle weiter unten, p. 887).

Später glaubte Selys-Longchamps (1900) die Angaben Van Beneden's bestätigen zu können. Allerdings besass das jüngste Stadium, das er untersuchte, bereits die sechs Protostigmata wohl ausgebildet und zeigte sie zum Theil bereits in Umbildung zu Spaltenreihen begriffen. Daher blieb es zum mindesten zweifelhaft, ob die von Van Beneden

*) Ich möchte nicht unterlassen, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass ich seinerzeit nicht ohne Vorbehalt die hier wiederholte Deutung der Kiemenbildung bei *Ciona* gegeben habe. Bei dem Mangel an einer vollständigen Reihe von Zwischenstadien habe ich nur auf Grund gewisser Voraussetzungen aus der Beobachtung einer durch sechs Spaltenreihen ausgezeichneten jungen *Ciona* auf die Genese der Kiemenspalten schliessen können. Es ist mir daher besonders erfreulich, dass ganz neuerdings Julin (1904) bestätigen konnte, dass in den durch vier Spaltenpaare ausgezeichneten Jugendformen der *Ciona* die an zweiter Stelle liegende Spalte zeitlich als die vierte, die an der dritten Stelle stehende als die dritte entsteht (Textfigur 185, *B* u. *C*).

und Julin aufgestellte Altersreihe wirklich zutraf, und ob jede der sechs primären Spalten aus einer besonderen Perforation entstand. Neuerdings hat Selys (1901) seine frühere Ansicht rectificirt und für *Ascidiella scabra*, so wie es für andere Ascidiiden und Molguliden bekannt ist, das Vorhandensein von nur drei Primärspalten jederseits nachgewiesen.

Ein bemerkenswerther Gegensatz, auf den ich schon oben (p. 867) hingewiesen habe, besteht aber auch darin, dass bei *Ascidiella scabroides* zuerst das hintere und nicht das vordere der beiden ersten Spaltenpaare am frühesten auftritt und am raschesten sich entwickelt. Das Wesentliche, das die hier geschilderten Entwickelungsvorgänge gemeinsam haben, liegt darin, dass die Reihenfolge des Auftretens der sechs Primärspalten sich mit der Bildungsweise von echten Segmenten kaum in Uebereinstimmung bringen lässt. Charakteristisch ist zumeist für alle segmentalen Bildungen, dass die jüngsten der in multipler Zahl sich wiederholenden Gebilde immer nur am Hinterende entstehen. Allerdings können Intercalationen neuer Segmente zwischen älteren stattfinden; doch handelt es sich hier nicht um eine derartige zufällige Interpolation, sondern um eine bei verschiedenen Ascidien in gleicher Weise auftretende Einschiebung zweier neuen Kiemenspalten zwischen die beiden ältesten.

Die Untersuchungen von Willey an *Ciona* und von Selys-Longchamps, Julin und Damas an *Ciona*, *Ascidiella*, *Corella* u. s. w. und *Molgula* haben aber diese Auffassung über das Auftreten der Kiemenspalten nicht ganz zu bestätigen vermocht. In übereinstimmender Weise haben sie das bedeutsame Ergebniss gebracht, dass diese sechs Paar Primärstigmata nicht die ursprünglichen Perforationen sind, die den larvalen Kiemenkorb durchbrechen, und nicht alle als selbstständige und voneinander unabhängige Bildungen auftreten, sondern dass zunächst nur drei Paar Spalten sich bilden, aus denen durch Theilung und Abspaltung die sechs Paare hervorgehen. Diese drei Primärspalten, die einzig und allein jederseits als selbstständige Perforationen entstehen und alle anderen Spalten bilden, wurden von Willey (1893) als „primary stigmata“ oder „primary gill-slits“ bezeichnet. Selys und Damas (1900) nannten sie, unter Zugrundelegung eines von Garstang gegebenen Namens, „primäre Protostigmata“, während sie die sechs auf jeder Seite durch Theilung entstandenen Spalten als „secundäre Protostigmata“ bezeichneten. Julin (1904) nennt die primären Protostigmata wahre „fentes branchiales“ und die sechs durch Theilung entstandenen Querspalten kurzweg „Protostigmata“.

Willey war der erste, der sämmtliche definitiven Spiracula der *Ciona* von nur drei Paaren Primärspalten abgeleitet hat. Auch er hat zwar ein Stadium beobachtet, auf welchem jederseits sechs Querspalten vorhanden sind, nimmt aber an, dass die vier ersten von einer einzigen Primärspalte abstammen. Durch die directe Beobachtung konnte er das freilich nicht erweisen; denn dass die beiden zuerst auftretenden Spalten der festsitzenden Larve auf jeder Seite durch Theilung einer ursprüng-

lichen Perforation sich bilden, sah er niemals, und das jüngste Stadium, das er beobachtete, besass bereits zwei getrennte Spaltenpaare. Wohl aber glaubte er, sich davon überzeugt zu haben, dass die an zweiter und dritter Stelle liegenden Spalten (Ic und Id in der nachfolgenden Tabelle) nicht als zwei selbstständige Perforationen entstehen, sondern sich von den beiden zuerst aufgetretenen Querspalten (Ia und Ib) abschnüren. Diese Sonderung erfolgt aber nicht etwa in der Weise, dass die der Lage nach erste Spalte die zweite bildet, die dritte dagegen von der vierten sich abschnürt, sondern „the slits 2 und 3 are, howewer, not distinct productions of 1 and 4 respectively, but are essentially a joint production of the two latter slits". Diese Entstehungsweise der Spalten 2 und 3 ist für Willey mit ein Grund, die beiden zuerst entstandenen, an erster und vierter Stelle liegenden, aus einer gemeinsamen Anlage hervorgehen zu lassen; die fünfte und sechste Spalte sollen, wie auch ich und Van Beneden und Julin es gefunden zu haben glaubten, als zwei selbstständige Durchbrechungen sich bilden. Willey hat später allerdings diese Ansicht nicht mehr in vollem Umfange aufrecht erhalten (1894, 1899, 1901).

Selys-Longchamps (1901) hat später ebenfalls die Bildung der sechs ersten Kiemenspaltenpaare bei *Ciona* untersucht und bei dieser Ascidie, sowie bei *Ascidiella scabra* und *Corella parallelogramma* in übereinstimmender Weise gefunden, dass sich zwischen die beiden zuerst entstandenen Spalten jeder Seite zwei neue einschieben. Diese beiden, an zweiter und dritter Stelle stehenden Spalten treten aber nicht als selbstständige neue Perforationen auf, sondern Selys lieferte den Nachweis, dass die zweite Spalte von der ersten, die dritte von der vierten aus gebildet resp. abgeschnürt werden. Dass auch die fünfte und sechste Spalte durch Theilung einer ursprünglich einheitlichen entstehen, vermochte Selys durch die directe Beobachtung für *Ciona* und *Ascidiella* nicht zu erweisen, sondern nur wahrscheinlich zu machen, und erst ganz neuerdings hat Julin (1904) die Abspaltung der sechsten, hintersten Spalte vom Ventralende der fünften bei *Ciona* thatsächlich festgestellt. Ist das allgemein zutreffend, wie ich allerdings anzunehmen geneigt bin, so würden in der That, wie Willey behauptete, sämmtliche definitiven Spiracula in letzter Instanz von nur drei ursprünglichen Spaltenpaaren abstammen. Diese drei Paar primären Protostigmata, die Selys bei *Ciona*, *Ascidiella* und *Corella* beobachtete, sind aber mit den zuerst von Willey für *Ciona* beschriebenen drei primärer Perforationen (p. 884) nicht völlig identisch, denn sie entsprechen der Lage nach der ersten, vierten und fünften Spalte des durch sechs Spaltenpaare ausgezeichneten Stadiums (vgl. unten die Tabelle).

Indem sich jedes primäre Protostigma in zwei theilt, entstehen jederseits die sechs secundären Protostigmata (= Primärstigmata Van Beneden's), die, so wie die primären, lange, quer verlaufende Schlitze darstellen. Die Theilung erfolgt in der Weise, dass sich die Primär-

spalten hufeisenförmig gestalten, indem die Ventralenden nach der Dorsalseite zu umbiegen. Dann tritt am ventralen Bogentheile eine Durchschnürung der Spalte ein, so dass je zwei ungefähr parallel hintereinander verlaufende secundäre Protostigmata gebildet erscheinen. Bei den zuletzt genannten von Selys untersuchten Ascidien biegen sich die Ventralenden des ersten und dritten primären Protostigmas nach hinten, so dass die von diesen sich abschnürenden secundären Protostigmata nach hinten zu liegen kommen. Das zweite Primärprotostigma biegt aber nach vorn zu um, und daher liegt das neu sich abzweigende secundäre Protostigma vor ihm an der dritten Stelle (Textfigur 185 *B* und *C*).

Ganz anders verhalten sich in dieser Beziehung nach Selys und Damas *Molgula ampulloides*, nach Willey *M. Manhattensis*. Auch hier bilden sich nur drei Paar primäre Protostigmata, die sich in sechs secundäre auflösen. Bei diesem Vorgange richten sich aber die Ventralenden aller drei primären Spalten nach hinten und dorsal, so dass alle hufeisenförmigen Spiracula in gleichem Sinne orientirt sind und das erste und zweite Primärprotostigma nicht spiegelbildlich zueinander stehen. Daher ist das an vierter Stelle liegende secundäre Protostigma vom dritten aus gebildet worden und nicht umgekehrt, wie bei *Ciona* (Textfigur 185 *A*, p. 882). Während also bei den Ascidiiden die drei primären Protostigmata, auf das Stadium von sechs Spaltenpaaren bezogen, an erster, vierter und fünfter Stelle liegen, stellen sie bei *Molgula* die erste, dritte und fünfte Spalte dar (vgl. die Tabelle).

Von den Cynthien ist bisher nur *Styelopsis grossularia* durch Julin (1904) auf die Entstehung der ersten Kiemenspalten hin untersucht worden. Eine gewisse Besonderheit besteht darin, dass die Larve zunächst nur ein primäres Protostigma jederseits besitzt. Die Theilung der drei primären Protostigmata in die sechs secundären soll hier in genau der gleichen Weise erfolgen wie bei den Molguliden. Ob aber damit ein für alle Cynthien gültiges Entwickelungsmerkmal der Kieme gegeben ist, erscheint mir noch sehr zweifelhaft. Julin's Beobachtungen sind auch insofern unvollständig, als die Theilung des dritten primären Protostigmas in das fünfte und sechste secundäre nur als wahrscheinlich erschlossen, nicht aber thatsächlich gesehen wurde.

Um eine leichtere Uebersicht über die hier dargelegte Entwickelung der sechs ersten Kiemenspaltenpaare bei den Monascidien zu geben, füge ich die folgende kleine Tabelle ein, die nach der vorher gegebenen Beschreibung ohne Weiteres verständlich sein dürfte. Nur möchte ich besonders hervorheben, dass von *Molgula*, *Ascidiella* und *Corella* zwei Entwickelungsstadien in das Schema eingetragen worden sind. Die erste Querreihe zeigt die Lage der drei primären (I, II, III), die zweite die der sechs secundären (Ia, Ib, IIa, IIb, IIIa, IIIb) Protostigmata an. Die gleichen römischen Zahlen weisen auf die Zusammengehörigkeit und den gleichen Ursprung der Spalten hin. Dass die mit I und II bezeichneten Spalten häufig vollständig gleichzeitig erscheinen und daher in Bezug

auf die Zeit ihres ontogenetischen Auftretens eigentlich nicht ganz mit Recht als erste und zweite bezeichnet werden können, habe ich oben bereits bemerkt. In einer Tabelle lässt sich aber ohne diese Zahlen nicht auskommen.

In der sechsten Quercolumne der Tabelle, die die Kiemenspaltenbildung der *Ciona*, *Ascidiella* und *Corella* darstellt, habe ich das fünfte und sechste secundäre Protostigma durch Theilung des dritten primären entstehen lassen. Es sei hier nochmals darauf aufmerksam gemacht, dass Selys-Longchamps diesen Vorgang nicht direct beobachtet, sondern nur als sehr wahrscheinlich hingestellt hat; nur für *Ciona* ist er durch Julin beobachtet worden, und hier entsteht auch das Protostigma IIb früher als Ib.

Reihenfolge der Lage der secundären Protostigmata vom Vorderende aus:		1	2	3	4	5	6
Zeitliche Reihenfolge des ontogenetischen Auftretens der Protostigmata	*Phallusia mammillata* nach Krohn.	I	III	IV	II	V	—
	Phallusia (Ascidiella) scabroides nach Van Beneden u. Julin.	II	IV	V	I	III	VI
	Ciona intestinalis nach Seeliger.	I	IV	III	II	V	VI
	Ciona intestinalis nach Willey (1893).	I (Ia, Ic, Id, Ib)				II	III
	Ciona intestinalis, Ascidiella scabra, Corella parallelogramma nach Selys-Longchamps. *Ciona* nach Julin.	I			II	III	
		Ia	Ib	IIb	IIa	IIIa	IIIb
	Molgula ampulloides nach Selys und Damas. *M. Manhattensis* nach Willey. *Styelopsis* nach Julin.	I		II		III	
		Ia	Ib	IIa	IIb	IIIa	IIIb

Soviel bis jetzt bekannt, scheinen sich bei allen Monascidien nur sechs secundäre Protostigmata auf jeder Seite des Kiemendarms zu bilden, um sich dann sofort in sechs Kiemenspaltenreihen aufzulösen. Eine bemerkenswerthe Ausnahme macht hiervon nach den neuesten Untersuchungen Julin's die *Styelopsis grossularia* (und vielleicht auch noch andere Cynthiiden?), denn bei dieser steigt die Zahl der secundären, querschlitzförmigen Protostigmata sehr bedeutend. Nachdem das sechste Protostigma sich gebildet hat, tritt ungefähr in der Mitte von dessen quergestreckter Hinterwand eine kleine Ausstülpung auf, die sich abschnürt und zum siebenten Protostigma auswächst. An der Hinterwand dieser siebenten Spalte wiederholt sich dieser Vorgang, und ebenso immer wieder

bei dem zuletzt gebildeten Protostigma, bis die Gesammtzahl dieser jederseits ein Dutzend und mehr erreicht (Textfig. 187, p. 892). Die hinter dem sechsten gelegenen Protostigmata bezeichnet Julin als überzählige Spalten (protostigmates surnuméraires). Abgesehen von der Zahl der Protostigmata, ist der Ort ihrer Entstehung bemerkenswerth. Da an der hinteren Breitseite der Kiemenspaltènränder eigenartig differenzirte Flimmerzellen liegen, sieht man bei anderen Ascidien hier keine Divertikel sich bilden und zu neuen Kiemenspalten werden, sondern die neuen Spalten schnüren sich an den Winkeln der alten Spalten ab, dort, wo indifferentes Zellmaterial liegt. Allerdings sind aber bei *Styelopsis* die Spalten noch nicht vollkommen ausgebildet. Bemerkenswerth ist auch, dass die neuen, überzähligen Protostigmata lediglich am Hinterende der Kieme auftreten, während erst später auch vorn neue Spaltenreihen entstehen, aber nur in der Weise, dass alle Spiracula einer Reihe ziemlich gleichzeitig sich quer theilen. In letzter Instanz leiten sich aber alle zahlreicheren secundären Protostigmata jeder Seite nach Julin aus drei primären Perforationen ab.

Ich habe bereits oben (p. 882) erwähnt, dass Garstang zuerst den wichtigen Nachweis erbracht hat, dass auch bei manchen stockbildenden Ascidien, und zwar im Verlaufe der Embryonalentwickelung und nicht der Knospung, lange, schlitzförmige, quer verlaufende Protostigmata auftreten, die sich erst nachträglich in die definitiven Spalten zerlegen. Doch kennt Garstang nicht den oben scharf hervorgehobenen Gegensatz zwischen primären und secundären Protostigmata, denn er glaubt, dass jede der schlitzförmigen Querspalten als eine selbstständige Perforation entsteht. Die festgehefteten Oozooide des *Botryllus aurolineatus* Giard sollen — im Gegensatz zu den Befunden Pizon's bei anderen *Botryllus* — jederseits eine Knospe tragen und den Kiemendarm von vier Paar Protostigmata durchbrochen zeigen. Diese stehen senkrecht zum Endostyl, nehmen fast die ganze Breitseite der Kieme ein und sind etwa neunmal so lang als breit; die hinteren Spalten sind etwas kleiner als die vorderen. Später entsteht am Hinterende noch eine fünfte Querspalte, während die vorderen Protostigmata sich in die definitiven Spiracula zerlegen. Auch ich habe bei einem festsitzenden Oozooid, das nur eine Knospe an der rechten Seite trug und wahrscheinlich zu *Botryllus violaceus* gehörte, fünf schlitzförmige Protostigmata beobachtet, die aber noch alle ungetheilt waren (vgl. Fig. 2, Tafel XI). Damit stimmt vollständig überein die Abbildung, die Pizon (1900) von *Botryllus Schlosseri* gegeben hat, während nach diesem Autor das Oozooid von *Botrylloides rubrum* jederseits sieben quer verlaufende Protostigmata besitzt. Ich muss hier aber darauf aufmerksam machen, dass nach der von Pizon veröffentlichten Abbildung nicht nur die Oozooide dieser Botryllide, sondern auch die erste Knospengeneration querschlitzförmige Protostigmata zu tragen scheinen (vgl. weiter unten Textfigur 196).

Bei *Thylacium Silvani**) fand Garstang acht Protostigmata vor. Während sich die fünf vorderen in eine wechselnde Zahl von definitiven Spalten theilen, sollen die drei letzten zunächst ungetheilt bleiben und an Länge von vorn nach hinten zu rasch abnehmen. Während der sechste Querschlitz noch 0,55 mm misst, erreicht der letzte nur eine Länge von 0,25 mm.

Die Untersuchungen über die Bildung der Protostigmata von *Botryllus* und *Thylacium* sind bisher nicht eingehend genug, um daraufhin mit Bestimmtheit behaupten zu können, dass hier mehr als drei primäre selbstständige Perforationen auf jeder Seite des Kiemendarmes auftreten. Jedenfalls wird die Möglichkeit zugegeben werden müssen, dass bei allen hier behandelten Ascidien nur drei Paar primäre Protostigmata vorhanden sind, so wie z. B. bei *Molgula*. Die oben (p. 886) mitgetheilten Beobachtungen Julin's, die die zahlreichen Protostigmata der *Styelopsis* auf drei primäre zurückzuführen gestatteten, legen sogar eine solche Annahme nahe.

Die hier geschilderten Vorgänge bei der Bildung der secundären Protostigmata erweisen, dass der vordere Abschnitt des Kiemendarmes in der Entwickelung viel rascher vorschreitet als der hintere, und genau das gleiche Verhalten werden wir auch bei vielen Ascidien auf den späteren Stadien der Kiemenbildung feststellen können. So sieht man z. B. bei *Molgula ampulloides* das erste primäre Protostigma bereits in zwei secundäre zerlegt, während das zweite erst hufeisenförmig gekrümmt und das dritte als eine winzige Perforation eben erst durchgebrochen ist (Textfigur 185, p. 882). Aehnlich verhält sich *Ciona*, denn bei dieser haben sich die beiden ersten primären Protostigmata bereits in secundäre zerlegt, wenn das dritte primäre auftritt. Bei *Ascidiella scabra* bleibt die Entwickelung im hinteren Kiemendarm nicht so weit zurück, denn das dritte primäre Protostigma erscheint hier schon, bevor die beiden vorderen sich in die secundären getheilt haben. Wenn das sechste secundäre Protostigma zu einem langen Querschlitz geworden ist, haben sich bei sämmtlichen Ascidien mindestens die beiden vorderen Protostigmata in eine Anzahl gesonderter Spalten aufgelöst (Textfig. 186).

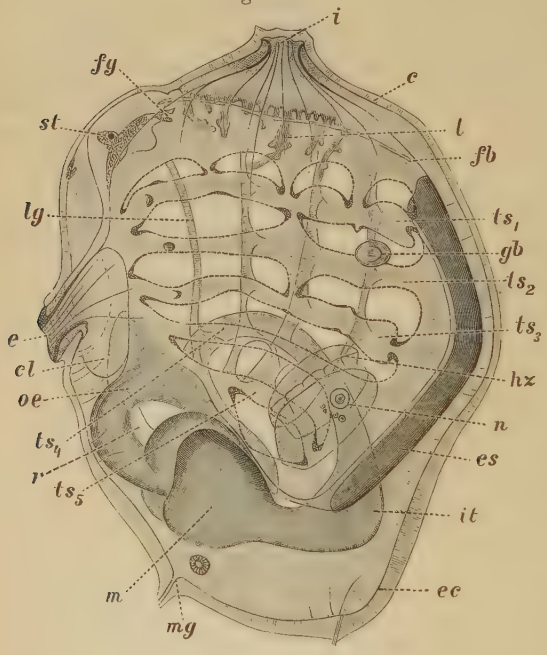
Häufiger scheint die Bildung der Kiemenspalten auf den beiden Körperhälften nicht in vollkommen übereinstimmender Weise vorzuschreiten, so dass mehr oder minder auffallende Asymmetrien entstehen. Schon bei der Bildung der beiden ersten primären Spaltenpaare fanden wir oben (p. 867) solche Unterschiede auf der rechten und linken Körperseite, und auch bei der Theilung der primären Protostigmata in die secundären fehlen sie nicht. So bemerkten Selys-Longchamps und Damas, dass bei *Molgula ampulloides* die linke Hälfte des Kiemen-

*) Ueber die systematische Stellung von *Thylacium* vergleiche man das die Systematik behandelnde Capitel.

darmes gelegentlich auch in der weiteren Entwickelung erheblich zurückbleibt; es können sich aber die gleichwerthigen Protostigmata links und rechts ganz verschieden verhalten. So zeigt z. B. die rechte Seite des in Textfig. 185 *A* (p. 882) von links abgebildeten Thieres das erste primäre Protostigma noch ungetheilt, aber hufeisenförmig gestaltet, wie es links das zweite ist. Dagegen ist das dritte Primärprotostigma rechts grösser und besser entwickelt als links. Bei *Ascidiella scabroides* scheint umgekehrt die linke Seite bei der Bildung der secundären Spalten ziemlich gleichmässig der rechten vorauszueilen.

b. Auflösung der secundären Protostigmata in sechs primäre Spaltenreihen. Wie bereits oben angedeutet wurde, zerfällt ein jedes secundäre Protostigma in eine bestimmte Anzahl in einer Querreihe angeordneter Spaltöffnungen, und so entstehen bei den meisten Monascidien zunächst jederseits sechs Querspaltenreihen, die Julin als primitive Querreihen (rangées transversales primitives) bezeichnet hat. Die Umbildung eines Protostigmas zu einer Spaltenreihe erfolgt, wie besonders die Untersuchungen von Julin, Selys und Damas ergeben haben, häufig mit einer überraschenden Gleichförmigkeit, wenn auch hin und wieder ziemlich bemerkenswerthe Verschiedenheiten auftreten. Ausnahmslos, wie es scheint, theilen sich zuerst die vorderen und später erst die weiter hinten gelegenen Protostigmata; es eilt also die vordere Kiemendarmregion der hinteren in der Entwickelung voraus, und von hinten nach vorn zu trifft man in jedem jungen Thier eine continuirliche Reihe in der Auflösung verschieden weit vorgeschrittener Protostigmata. Die Theilung des vordersten secundären Protostigmas zu einer Spaltenreihe beginnt zuweilen sehr früh, bevor noch die

Fig. 186.



Junges Thier einer *Molgula ampulloides*, von rechts gesehen. (Nach Selys und Damas.) $^{80}/_{1}$. *c* = Cellulosemantel; *cl* = Cloake; *ec* = Ektodermepithel; *es* = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *fg* = Flimmergrube; *gb* = Primäres Geschlechtsbläschen; *hz* = Herz; *i* = Ingestionsöffnung; *it* = Intestinum; *lg* = Innere Längsgefässe; *m* = Magen; *mg* = Mantelgefäss; *n* = Nierensäckchen; *oe* = Oesophagus; *r* = Rectum; *st* = Statolith; *t* = Tentakel; ts_1—ts_5 = Die fünf Transversalgefässe zwischen den sechs secundären Protostigmata resp. den aus ihnen entstandenen Spaltenreihen.

Sonderung des dritten primären in die beiden letzten (das fünfte und sechste) secundären erfolgt ist (*Ciona*), und wenn das sechste secundäre Protostigma ein nur einigermassen ansehnlicher Querschlitz geworden ist, erscheinen die vordersten fast immer bereits in vier oder zwei Spalten getheilt (Textfig. 186).

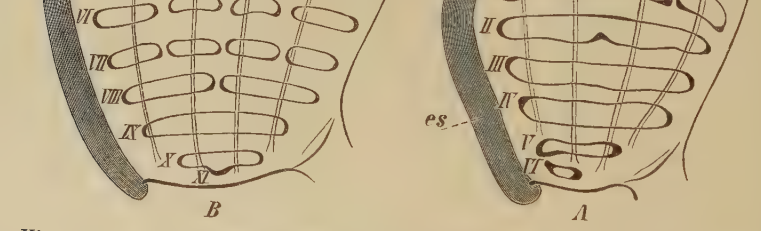
Zunächst zerlegt sich jedes Protostigma in zwei annähernd gleiche Hälften, und dann jede Hälfte wieder in zwei Theile, so dass an Stelle der grossen, einheitlichen Querspalten zwei und vier kleinere getreten sind. Van Beneden und Julin hatten diese ganz regelmässig verlaufenden Zwei- und Viertheilungen der sechs secundären Protostigmata bei *Ascidiella scabroides* nicht bemerkt und zeichneten z. B. ein Stadium, das in der ersten Reihe nur drei Spalten (eine kleinere mittlere und je eine grosse dorsal und ventral gelegene) trägt, während weiter hinten erst zwei Spalten oder die noch ungetheilten Protostigmata liegen. Ebensowenig beobachtete Selys-Longchamps (1900) bei derselben Ascidie ein ganz regelmässiges Vorschreiten der Theilungen bei gleichmässigen Halbirungen der Querspalten, sondern es erfolgen die Abtrennungen einzelner Spalten in verschiedener Weise, bis etwa ein Dutzend Spiracula in jeder Reihe entstanden ist. Auch schien es Selys, dass das zweite Protostigma mit der Auflösung zu einer Spaltenreihe beginnt, und das würde mit keiner der in der oben mitgetheilten Tabelle wiedergegeben Reihen gut in Einklang zu bringen sein. Auch ich habe, sowie auch Willey, bei *Ciona* die Theilungen der Protostigmata fast stets viel weniger regelmässig verlaufen sehen, indessen lassen sich die Modificationen auf das von Selys, Damas und Julin geschilderte typische Verhalten zurückführen und bedingen kaum einen wesentlichen Gegensatz.

In übereinstimmender Weise erwähnen die letztgenannten Autoren, dass bei *Molgula*, *Corella*, *Ciona* alle Theilungen der Protostigmata damit beginnen, dass die den ungeraden Quergefässen (1., 3., 5.) benachbarten Ränder der Spalten sich an den bestimmten Stellen erheben, die Lumina überbrücken und halbiren (Textfig. 186). Dort, wo die Einschnürung erfolgt, verdickt sich zunächst die aus ziemlich flachen Zellen bestehende Spaltenwand, indem die einzelnen Elemente cubisch oder prismatisch werden und sich nach der gegenüberliegenden Wand zu vorstülpen. Das erste, dritte und fünfte Protostigma schnürt sich daher zunächst an der hinteren, das zweite, vierte und sechste an der vorderen Wand ein. Jedoch ist das kein allgemein gültiges Vorkommen, wie manche zu glauben scheinen.

Julin erwähnt zwar, dass er bei *Styelopsis grossularia* nur für das vorderste der sechs ersten Protostigmata die gesetzmässige Theilung vom hinteren Rande aus feststellen konnte, über die Art und Weise der Halbirungen der 2.—6. Spalte aber keine bestimmten Angaben machen könne; nichtsdestoweniger zeichnet er aber mit voller Deutlichkeit (vgl. Textfigur 187 *A*) auch im zweiten Protostigma die beginnende Einschnürung an der Hinterwand, also nicht, wie es das Gesetz eigentlich erfordern

müsste, beim ersten, sondern beim zweiten Quersinus. Bei *Ascidiella scabroides* beginnen ebenfalls die Einschnürungen der sechs secundären Protostigmata durchaus nicht immer an den den ungeraden Quersinus zugekehrten Rändern, sondern bald an diesen, bald aber nur an den gegenüberliegenden, bald endlich an beiden Seiten gleichzeitig (Selys). Ganz ähnlich habe ich es auch schon vor Jahren bei *Ciona intestinalis* angetroffen, und ein ähnliches Verhalten wird sich gewiss auch bei noch manchen anderen Monascidien finden. Bei *Styelopsis* bilden sich, wie oben (p. 887) beschrieben wurde, nicht nur sechs, sondern etwa ein Dutzend Protostigmata, und die Zerlegung der hinteren Querspalten, von

Fig. 187.



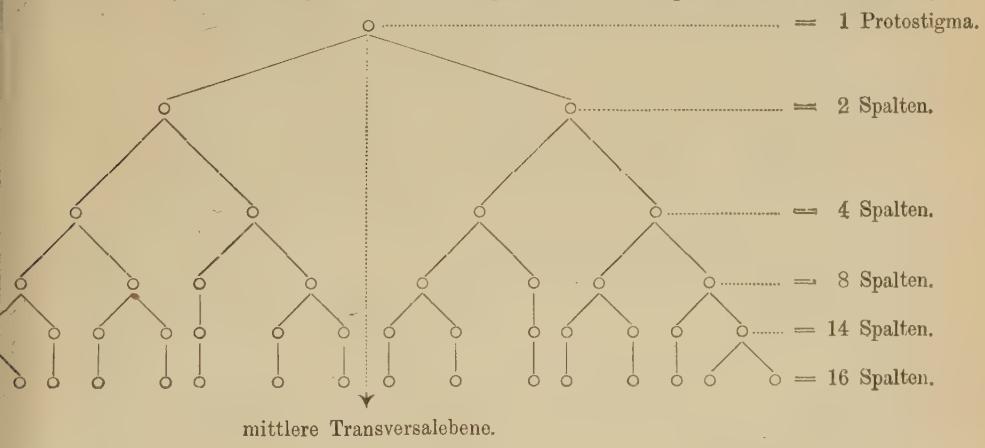
A Kiemenkorb einer jungen *Styelopsis grossularia* mit sechs Protostigmata. *B* Schematische Darstellung der Bildung der Protostigmata und deren Auflösung in Spaltenreihen bei *Styelopsis*. (Nach Julin.)
es = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; il_1—il_4 = Die vier nacheinander entstandenen inneren Längsgefässe; *qg* = Quergefässe; qg_1 = Parastigmatisches Quergefäss, das die erste Spaltenreihe in zwei hintereinanderliegende scheidet; I—VI = Die sechs ersten Protostigmata resp. die aus ihnen hervorgegangenen Spaltenreihen; VII—XI = Die hinteren Protostigmata (protostigmates surnuméraires).

der siebenten angefangen (protostigmates surnuméraires Julin's), scheint ausnahmslos damit anzuheben, dass am hinteren Spaltenrande eine nach vorn zu gerichtete Einbuchtung auftritt, während ein neues Protostigma durch Ausbuchtung des Spaltenrandes nach hinten zu entsteht (Textfigur 187 *B*).

Die vier ersten durch Theilung eines Protostigmas entstandenen und in einer Querreihe angeordneten Kiemenspalten hat Julin als croissants

primitifs bezeichnet, weil sie eine mehr oder minder sichel- oder hufeisenförmige Gestalt annehmen. Bei den meisten Monascidien sind alle hufeisenförmigen Spalten der sechs ersten Reihen in ganz gesetzmässiger Weise so gelagert, dass in den ungeraden Spaltenreihen (der ersten, dritten, fünften) die Oeffnungen nach hinten gekehrt erscheinen, in den geraden Reihen (der zweiten, vierten und sechsten) aber nach vorn. Die Sichelenden aller Spalten sind also nach den ungeraden Quersinus (eins, drei, fünf) zu gerichtet (vgl. Textfig. 189 *A*, p. 899, und für ein älteres Stadium 189 *B* und Textfig. 188, p. 895). Nur bei *Styelopsis* dürften alle sichelförmigen Spalten ihre concave Wand nach hinten zu kehren (Textfig. 187). Es scheint aber, dass nirgend nur diese geringe Spaltenzahl bestehen bleibt, sondern dass überall noch eine weitere Vermehrung der Spalten in jeder Reihe durch Theilung der zuerst gebildeten erfolgt. Diese späteren Theilungen vollziehen sich bei den verschiedenen Formen in verschiedener Weise.

abelle über die Auflösung eines Protostigmas zu einer Spaltenreihe bei *Ciona*.)

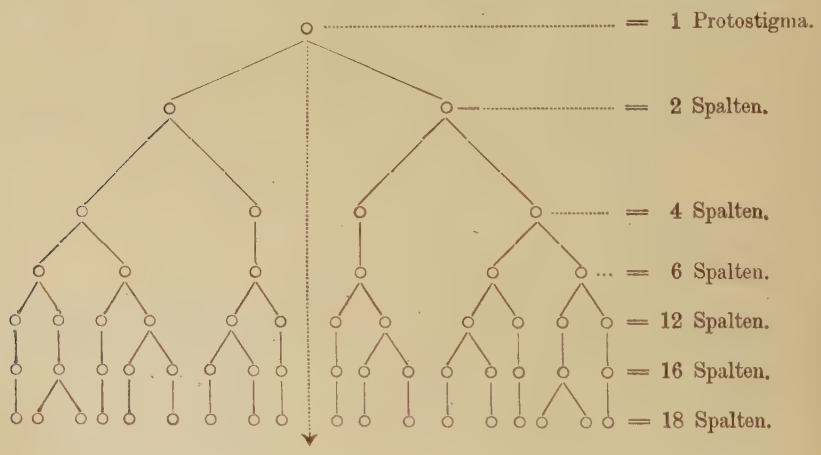


Bei *Ciona* theilen sich nach Julin's Angaben, die ich allerdings nicht ganz bestätigen kann, die vier „croissants primitifs" fast ziemlich gleichzeitig; nur die beiden mittleren Spalten jeder Reihe scheinen zumeist in der Halbirung der dorsalen und ventralen etwas voranzugehen. Schliesslich aber sind in jeder Reihe acht Spalten entstanden, die paarweise nebeneinander liegen und vier „couples de stigmates obliques" bilden. Weiterhin aber theilen sich nicht mehr alle acht Spalten in einer Reihe gleichzeitig, sondern zwei — und zwar die dritte und sechste Spalte vom ventralen oder dorsalen Reihenende aus — bleiben ungetheilt, so dass auf dem folgenden Stadium 14 Stigmata in einer Reihe vorhanden sind. Dann theilen sich nur die beiden äussersten Spalten, die dorsale und ventrale, und damit zählt die Reihe 16 Stigmata. Eine klare Vorstellung von diesen Vorgängen giebt die vorstehende kleine Tabelle, und

man entnimmt aus ihr leicht, dass von einer mittleren Frontal- oder Transversalebene aus (ligne médio-latérale) nach der dorsalen und ventralen Seite hin alle Spalten in gleicher Zahl und spiegelbildlich sich entsprechender Anordnung gelagert sind.

Die Theilung der Protostigmata bei *Styelopsis* unterscheidet sich auf frühen Stadien bereits dadurch von den für *Ciona* beschriebenen Vorgängen, dass, wie aus Textfig. 187 *B* und noch besser aus der folgenden Tabelle zu ersehen ist, auf das Stadium der vier Spalten führenden Reihe ein solches mit sechs Kiemenspalten folgt, das dadurch entsteht, dass sich zunächst nur die ventrale und dorsale Spalte halbiren, während die beiden mittleren vorläufig noch ungetheilt bleiben (V. und IV. Reihe in Textfig. 187 *B*). Die nur ganz vorübergehend bei *Ciona* auftretende sechsspaltige Reihe entstand dagegen durch vorschnelle Theilung der beiden mittleren Spalten. Das Stadium der achtspaltigen Reihe fehlt bei *Styelopsis*, denn es theilen sich alle sechs Spalten ziemlich gleichzeitig, und die Reihe enthält dann 12 Stigmata (III. Reihe in Textfig. 187 *B*). Von diesen halbiren sich zunächst nur vier Spalten, so dass die Querreihe 16 Stigmata aufweist (II), und endlich theilen sich noch die vorletzten am ventralen und dorsalen Reihenende, und damit steigt die Zahl auf 18 Spiracula.

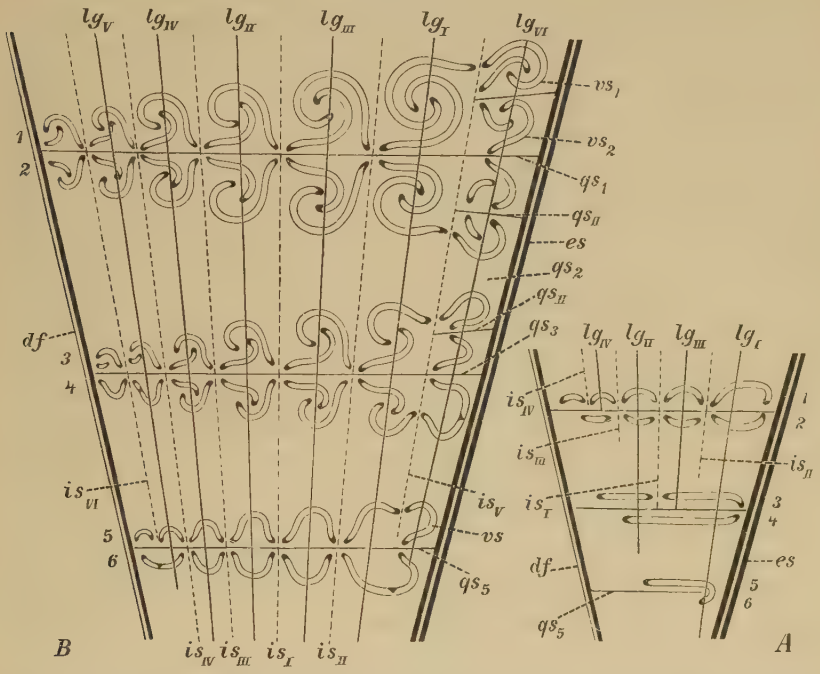
(Tabelle über die Bildung einer Spaltenreihe bei *Styelopsis*.)



So wie bei *Ciona* liegen auch bei *Styelopsis* alle Spalten jeder Seite spiegelbildlich gleich zu einer mittleren Transversalebene. In alten Thieren übersteigt die Spaltenzahl in einer Reihe die hier angenommenen Zahlen 16 und 18 oft sehr bedeutend. Die neuen Spiracula sollen immer nur im Zusammenhang mit den bereits vorhandenen älteren entstehen, von denen sie sich abspalten; und zwar liegen diese jüngsten Spiracula

sowohl an den äussersten Reihenenden ventral und dorsal, als auch intercalar in der Mitte der Reihe.

Fig. 188.



A Schematische Darstellung der Bildung und Theilung der sechs secundären Protostigmata bei *Molgula ampulloides*. *B* Schema der Bildung der Spaltenreihen und Doppelspiralreihen in älteren Stadien. (Nach Selys-Longchamps und Damas).
df = Dorsalfalte; *es* = Endostylseite; is_I—is_{VI} = Sechs interspiraculare Längsgefässe (sinus interspiraux), die die sieben ersten Sichelspalten und die aus ihnen hervorgehenden Doppelspiralen voneinander trennen. lg_I—lg_{VI} = Die sechs ersten inneren Längsgefässe (barres longitudinales), an deren Stelle später Längsgefässgruppen (côtes longitudinales) sich finden und die Längsfalten der Kiemen (replis) auftreten. Die römischen Zahlen bedeuten die zeitliche Reihenfolge des Auftretens. qs_1—qs_5 = Die fünf primären (geraden und ungeraden) Quersinus. Da die Spalten in Wirklichkeit viel näher nebeneinander liegen, sind die beiden geraden Quersinus (qs_2, qs_4) viel zu weit gezeichnet. qs_{II} = Die Quersinus zweiter Ordnung; *vs* = Die erste ventrale Spalte in der siebenspaltigen Reihe; vs_1 und vs_2 = Die durch Theilung der *vs*-Spalte entstandenen Tochterspiralen; 1—6 = Die sechs secundären Protostigmata resp. die aus ihnen hervorgegangenen Spaltenreihen und Doppelspiralreihen.

Im Gegensatz zu dieser von Julin beobachteten Gleichmässigkeit der Auflösung der Primärprotostigmata in primäre Spaltenreihen bei *Ciona*, *Styelopsis* und, wie weiter unten (p. 898) dargestellt ist, auch bei *Corella*, scheint mehrfach, wie bereits oben (p. 891) angedeutet wurde, die Theilung in recht unregelmässiger Weise vor sich zu gehen, bis etwa ein Dutzend Spiracula in einer Reihe gesondert sind. Das fanden Willey und ich bei *Ciona* und Selys-Longchamps bei *Ascidiella scabroides*.

In etwas complicirterer Weise vollzieht sich die Theilung der sechs Protostigmata zu den zahlreichen spiraligen Kiemenspalten der *Molgula ampulloides* (Selys und Damas), *Molgula Manhattensis* (Willey) und *Corella parallelogramma* (Selys-Longchamps). Während die Entwickelungsvorgänge bei beiden *Molgula* ganz übereinstimmen dürften, bietet die *Corella* mancherlei Besonderheiten, die sich, wenigstens zum Theil, aus der systematischen Stellung dieser letzteren Gattung, aus der Zugehörigkeit zur Gruppe der Ascidiidae, erklären.

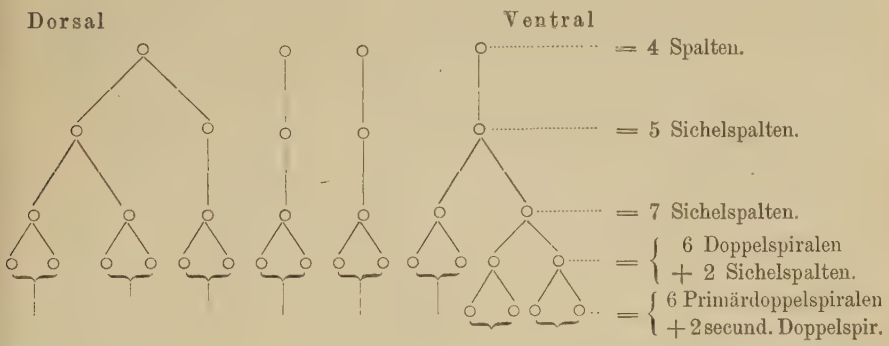
Bei der weiteren Theilung der vier ersten Spalten, die aus jedem der sechs secundären Protostigmata nach zweimaliger Theilung entstanden sind und eine Querreihe bilden, zeigt *Molgula* insofern eine Besonderheit, als zunächst in der Regel nur das dorsale hufeisenförmige Stigma sich halbirt. Dann erst theilen sich das grösste ventrale und mit diesem gleichzeitig abermals das dorsale Stigma, und so entstehen in einer Reihe fünf und dann sieben sichelförmige Spiracula (Textfig. 188 *A*, Reihe 1 und 2; *B*, Reihe 5 und 6). Im Folgenden eilt nun die ganze ventrale, dem Endostyl benachbarte Kiemenregion der dorsalen in der Entwickelung beträchtlich voran, ebenso wie die vorderen schon von allem Anfang an den hinteren. Alle Spalten einer Reihe theilen sich jetzt nicht mehr in gleicher Weise, sondern die erste ventrale Spalte (*vs*) verhält sich anders als die sechs weiter dorsal zu gelegenen. Während eine jede dieser letzteren eine kleine Sichelspalte abschnürt und so zu einem Spaltenpaar wird, das dauernd verbunden bleibt und sich zu einer Doppelspirale aufrollt, weichen die beiden Theilstücke der ventralen Spalte nach vorn und hinten hin auseinander, und zwischen diesen beiden neuen schleifenförmigen Tochterspalten bildet sich ein Quersinus zweiter Ordnung. (Reihe 3 und 4, Textfig. 188 *B*.) In der aus einem Protostigma hervorgegangenen Spaltenreihe finden sich nunmehr sechs Doppelspiralen, die als Primitivspiralen (spirales primitives) bezeichnet werden, und ventral zwei hintereinander liegende Sichelspalten (croissants secondaires von Selys und Damas). Die beiden jede Doppelspirale zusammensetzenden Einzelspalten sind in demselben Sinne spiralig eingerollt.

Die beiden ventralen Sichelspalten jeder Reihe schnüren nun ebenfalls ein Spaltenstück ab und verwandeln sich in Doppelspiralen (spirales secondaires). Die Spiraldrehung der vorderen und hinteren, zu einer Querzone gehörenden Secundärspirale sind genau entgegengesetzt, und zwar ist die Drehung der sechs dem ersten, dritten und fünften Quersinus benachbarten Secundärspiralen dieselbe wie die der übrigen Primitivspiralen derselben Querzone, die alle ganz gleichartig orientirt erscheinen. Die in einer Längsreihe hintereinander liegenden Doppelspiralen zeigen sich sämmtlich in ganz regelmässiger Weise abwechselnd rechts oder links gewunden (Textfig. 188 *B*, 1. und 2. Reihe). Auf diese Weise finden sich in jeder aus einem Protostigma entstandenen Reihe ventral von den sechs Primitivdoppelspiralen zwei Secundärdoppelspiralen. Bei *Molgula ampulloides* tritt auch weiterhin keine Vermehrung der Spiralen-

centra mehr ein, sondern es bestehen nur diese sechs Querzonen von je acht Doppelspiralen. Die Zahl der einzelnen Spaltöffnungen im Bereiche der ursprünglichen Primitiv- und Secundärspiralen nimmt später noch sehr bedeutend zu, indem die langen, spiralig gewundenen Spalten in zahlreiche sich auflösen und theilen, so dass die ursprünglichen Doppelspiralen zu den definitiven Infundibulis sich ausgestalten können.

Während bei zunehmendem Alter die einzelnen Spiracula immer zahlreicher werden und die Regionen der 48 alten Doppelspiralen immer mehr sich ausdehnen, verlieren sich auch die scharfen Grenzen zwischen den einzelnen Zonen, und von vielen Spiraculis lässt es sich nicht mehr bestimmen, welcher Primitivspirale sie ursprünglich angehörten. So weit aber auch ein solches Ineinanderfliessen der ursprünglich scharf gesonderten Regionen vorschreiten kann, so hat es doch nach Selys und Damas eine bestimmte Grenze, und diese führt auf die drei Primärprotostigmata jeder Seite zurück. Denn die Spiracula, die von verschiedenen primären Protostigmen abstammen, treten niemals in innigere Beziehungen zueinander. „Nous arrivons à voir qu'il *existe dans la branchie trois unités fondamentales: les trois paires de protostigmates primaires, qui restent dans tout le cours du développement absolument indépendants.*"

(Tabelle über die Bildung der Spaltenreihen bei *Molgula*.)



Störungen des hier als typisch beschriebenen Verhaltens treten schon auf sehr frühen Stadien ein, und niemals wickelt sich der Process so glatt und regelmässig einfach ab, wie es das Schema in Textfig. 188 zeigt. Immerhin aber bestehen doch stets bestimmte constante Beziehungen zwischen den Spaltenspiralen und den inneren Längsgefässen, die gewisse Eigenthümlichkeiten im Bau der entwickelten Kieme erklären. Die sechs primären inneren Längsgefässe verlaufen so, dass sie mit Ausnahme der äussersten dorsalen Primärspiralen alle andern überbrücken. Das ventrale Längsgefäss zieht über alle zwölf secundären Spaltenspiralen mitten hinweg. Wenn später an die Stellen der sechs ersten Längsgefässe die Längsgefässbündel und die Längsfaltungen der Kieme getreten sind (p. 862), laufen diese über die Mittelpunkte aller Infundibula

hin, genau so, wie auf jüngeren Stadien die ersten einfachen Längsgefässe zu den Spaltenspiralen und noch früher zu den Sichelspalten lagen.

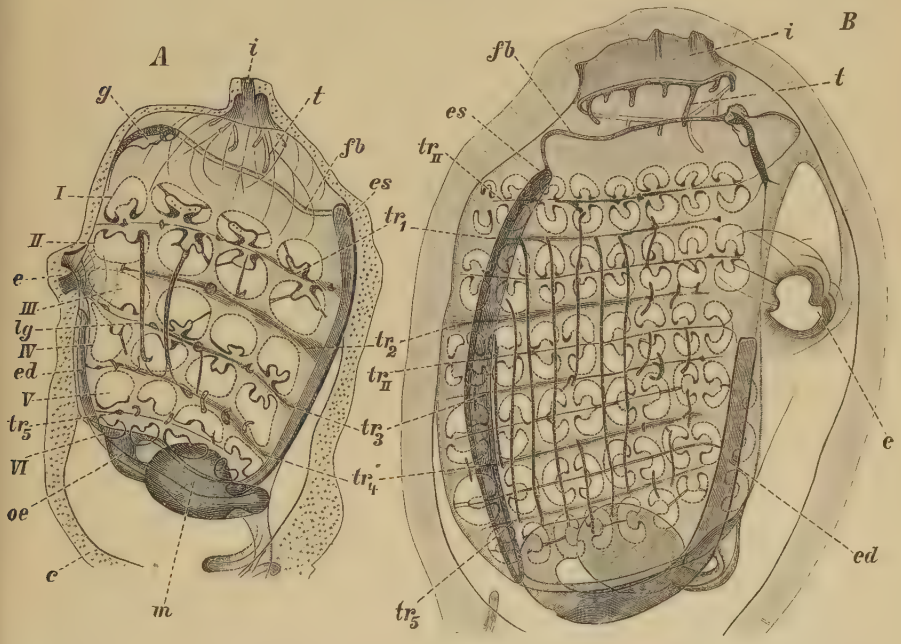
Um sofort auf den ersten Blick eine Vergleichung der Art und Weise der Zerlegung eines Protostigmas in die Spaltenreihe bei *Molgula* mit den Vorgängen bei *Ciona* und *Styelopsis* zu ermöglichen, habe ich oben (p. 897) eine kleine Tabelle eingefügt. Sie gestattet ohne Weiteres den Schluss, dass die Zerlegung des Protostigmas in einzelne Spalten am dorsalen und ventralen Ende viel lebhafter vor sich geht als in der Mitte. Denn während aus den beiden äusseren Spalten der vierspaltigen Reihe je drei Doppelspiralen hervorgehen, bilden die beiden mittleren nur je eine.

Bei *Corella parallelogramma* vollzieht sich die Entwickelung bis zu dem Stadium von sechs aus je vier Stigmata bestehenden Spaltenreihen in der normalen Weise. Hervorgehoben zu werden verdient sogar die Regelmässigkeit und Gleichzeitigkeit der Theilungen aller sechs Protostigmata, so dass, was sonst nur selten eintritt, alle Reihen ziemlich gleichzeitig das viertheilige Stadium erreichen (Textfig. 189 *A*). Alle 24 Spalten jeder Seite stehen in regelmässigen Quer- und Längsreihen, sind halbmondförmig gestaltet und zeigen die Sichelenden nach den ungeradzahligen Transversalgefässen (eins, drei, fünf) gerichtet. Selys-Longchamps bezeichnet die in dieser Weise gestellten Sichelspalten als „croissants verticaux", während Julin, wie mir scheint zweckmässiger, die in derselben Art orientirten Spiracula bei *Ciona* „croissants transverses" nennt. Die folgende Theilung stimmt mit den bei *Ciona* beobachteten Vorgängen überein, denn so wie hier, wird jede Spalte in der Weise halbirt, dass die Anordnung in sechs Querreihen gewahrt bleibt, jede Reihe aber aus acht Spalten besteht. So wie sich aus der Stellung der Sichelformen des vorhergehenden Stadiums ergiebt, sind die acht neuen Sichelspalten nicht mehr nach vorn und hinten, sondern abwechselnd ventral und dorsal zu gekehrt. Selys nennt diese halbmondförmigen Spalten „croissants horizontaux", während es mir geeigneter erscheint, sie als Längssicheln zu bezeichnen. Die beiden hintersten Spaltenreihen der in Textfig. 189 *B* abgebildeten *Corella* zeigen ein solches Stadium der Spaltenreihenbildung.

Durch die folgende Theilung wird jede Sichelspalte wiederum in zwei annähernd gleiche Hälften zerlegt, und zwar in eine vordere und hintere, und da alle Spalten einer Reihe sich nahezu gleichzeitig halbiren, ergiebt sich eine Auflösung jeder Reihe in zwei hintereinander gelegene Reihen von je acht Sichelspalten, die alle transversal verlaufen (croissants verticaux nach der Terminologie von Selys). Haben sich alle sechs Reihen in dieser Weise zerlegt, so entsteht ein Stadium, das durch zwölf Spaltenreihen ausgezeichnet ist, deren jede acht halbmondförmige Spiracula besitzt. In Wirklichkeit findet sich aber ein solches Stadium in typischer Reinheit nicht vor. Da die Entwickelung im vorderen und zum

Theil auch im ventralen Abschnitt des Kiemendarms auf diesen und auch auf allen späteren Stadien immer mehr oder minder rasch voraneilt, ist in diesen Regionen die Theilung bereits vollzogen, während an den anderen Stellen noch die Spalten des sechsreihigen Stadiums unverändert bestehen. So erklärt sich das Aussehen des in Textfig. 189 *B* abgebildeten jungen Thieres, in dem die drei vordersten der sechs ursprünglichen Reihen sich bereits vollkommen getheilt haben, während die beiden hintersten noch unverändert sind und die vierte mit der Auflösung in zwei Reihen am ventralen Ende begonnen hat.

Fig. 189.



A Junge *Corella parallelogramma* mit sechs Kiemenspaltenreihen, deren jede vier Spalten führt. $^{40}/_{1}$. *B* Ein etwas älteres Thier. Noch unvollendete Theilung der sechs Reihen in zwölf, acht Spalten in jeder Reihe, $^{35}/_{1}$. (Nach Selys-Longchamps.)
c = Cellulosemantel; *e* = Egestionsöffnung; *ed* = Enddarm; *es* = Endostyl; *fb* = Flimmerbogen; *g* = Ganglion; *i* = Ingestionsöffnung; *lg* = Innere Längsgefässe; *m* = Magen; *oe* = Oesophagus; *t* = Tentakel; tr_1—tr_5 = Die fünf ältesten Transversalsinus zwischen den sechs Protostigmen; tr_{II} = Die sechs Transversalgefässe zweiter Ordnung; I—VI = Die sechs ersten den Protostigmen entsprechenden Kiemenspaltenreihen.

Dann halbiren sich die acht Spalten in jeder Reihe, und infolge der Horizontalstellung der Sichelform bleiben die Theilproducte in einer Transversalreihe nebeneinander liegen. Daher vermehrt sich die Spaltenzahl jeder Reihe von 8 auf 16, während die Reihenzahl nicht verändert wird. Alle neuen Sichelspalten sind längsgerichtet.

Erst die folgende Theilung ergiebt eine Vermehrung der Reihen von 12 auf 24, von denen jede aus 16 Horizontalspalten besteht. Dann wieder

bilden sich Reihen von 32 Spalten, und so sehen wir in wechselnder Folge immer entweder die Zahl der Reihen oder die der Spalten in jeder einzelnen Querreihe sich verdoppeln, bis die Reihenzahl auf 48 steigt und jede Reihe ungefähr 32 Spalten zählt.

Darnach lässt sich der Entwickelungsgang des Kiemendarms bei *Corella* kurz in folgender Weise charakterisiren:

6	Reihen,	jede	mit	4	transversal verlaufenden	Sichelspalten
6	„	„	„	8	längs „	„
12	„	„	„	8	transversal „	„
12	„	„	„	16	längs „	„
24	„	„	„	16	transversal „	„
24	„	„	„	32	längs „	„
48	„	„	„	32	transversal „	Spiralspalten.

Wie oben schon angedeutet wurde, verläuft die Entwickelung nicht ganz in der hier im Schema wiedergegebenen Weise. Abgesehen davon, dass die Theilung der Spalten vorn rascher erfolgt als hinten und daher auch die Theilung der Reihen von vorn nach hinten zu allmählich fortschreitet, treten auch kleinere Verschiebungen ein, so dass die Reihenstellung der Spalten nicht immer ganz scharf hervortritt. Ueberdies lösen sich gelegentlich auch da und dort regellos Spaltenstücke ab und bilden accessorische Spalten und Spaltenspiralen. Dadurch erleidet der Verlauf der Quersinus mehr oder minder merkliche Störungen, und niemals mehr treten in älteren Thieren die fünf ersten und ältesten Quergefässe, die zwischen den sechs secundären Protostigmen verliefen, noch deutlicher und schärfer hervor, als die später sich bildenden Quersinus.

Die Art und Weise, wie auf allen diesen Stadien die Vermehrung der Kiemenspalten in jeder Reihe bis auf 32 erfolgt, unterscheidet sich von allen anderen Ascidien dadurch, dass in regelmässiger Weise die Verdoppelung der Spalten in jeder Reihe und die Verdoppelung der Spaltenreihen alterniren. Sonst scheint sich stets die directe Zerlegung der secundären Protostigmata durch einfache, typische Quertheilungen bereits ganz vollendet zu haben, wenn die Vermehrung der Reihen beginnt. Bei *Ascidiella* zählt auf diesem Stadium die Primärreihe über ein Dutzend Spalten, bei *Ciona* 16, bei *Styelopsis* 18. Bei *Corella* beginnt die Reihenverdoppelung schon dann, wenn erst acht Spalten durch Theilung eines Protostigmas entstanden sind, und die Vermehrung der Spalten durch Quertheilung in jeder Reihe setzt sich fort bis zu dem Stadium von 24 Reihen.

Während des Ueberganges des 24reihigen Stadiums zum 48reihigen wachsen die einzelnen längs verlaufenen Sichelspalten zu Doppelspiralen aus, indem sich sowohl das vordere wie hintere Ende der Sichel zu einer Spirale selbstständig einrollt. Dann erfolgt in der Mitte eine Durchschnürung, und aus jeder Doppelspirale sind zwei hintereinander liegende, eine vordere und eine hintere, einfache Spiralspalte entstanden, womit die

Kieme 48 Spaltenreihen jederseits erhalten hat. Diese eben geschilderte Art der Entstehung erklärt es, dass sowohl die in einer Reihe nebeneinander, als auch die hintereinander liegenden Kiemenspalten immer abwechselnd links oder rechts gewundene Spiralen darstellen. Es ist selbstverständlich, dass durch die Halbirung einer vollkommenen Spaltenspirale nicht mehr congruente oder spiegelbildlich gleiche Tochterspiralen gebildet werden können. Wohl aber entstehen durch Abschnürung und selbstständige Einrollung der Spiralenden neue Intercalarspalten.

Vergleicht man die Bildung der Kiemenspaltenspiralen bei *Corella* und *Molgula*, so treten, trotz mancher Uebereinstimmung namentlich im Bau der ausgebildeten Kieme, doch sofort auch bemerkenswerthe Gegensätze hervor. Bei *Molgula* beginnt die Spiralbildung der Spalten viel früher, wenn erst sechs Spaltenreihen vorhanden sind. Je zwei aus der letzten Theilung hervorgegangene Spiracula bleiben zu einem Paare verbunden und rollen sich als gleich gerichtete Spiralen zu einer Doppelspirale ineinander ein. Die in einer Transversalreihe nebeneinander liegenden Spiralen sind alle in gleichem Sinne gewunden, die in einer Längsreihe hintereinander liegenden abwechselnd links oder rechts gedreht. Bei *Corella* treten die endgültigen spiraligen Kiemenspalten erst dann auf, wenn 48 Spaltenreihen vorhanden sind. Diese Spiralen sind zunächst einfache, aber es wechselt in regelmässiger Weise die Drehungsrichtung der Spiralen sowohl bei den in den Transversalreihen nebeneinander, als auch bei den in den Längsreihen hintereinander stehenden Kiemenspalten. In ähnlicher Weise finden sich bei *Corella* und *Molgula* Störungen in der regelmässigen, symmetrischen Ordnung der Spalten in älteren Thieren.

Die vorhergehende Darstellung zeigt uns, dass die Auflösung der sechs secundären Protostigmata zu den sechs primären Spaltenreihen bei allen Monascidien, trotz aller nicht unbedeutenden Verschiedenheiten im Einzelnen, doch im Wesentlichen überall in übereinstimmender Weise erfolgt, denn die einzelnen Spiracula der Reihe entstehen direct aus Theilstücken der Protostigmata. Dabei ist es von untergeordneter Bedeutung, ob diese Theilstücke alle immer gleich gross sind und regelmässige Halbirungen eintreten, oder ob ganz verschieden grosse Stücke zu verschiedenen Zeiten sich sondern; der Typus der Spiraculabildung wird dadurch nicht berührt und der Gegensatz zu dem zuerst behandelten Entwickelungsmodus der Kiemenspalten bei Synascidien (p. 869 fg.) bleibt in vollem Umfange bestehen.

Gelegentlich finden sich allerdings Ausnahmen, die beweisen, dass mitunter auch bei den Monascidien die Bildung der sechs primären Reihen nach dem Typus der Synascidien, d. h. in der Weise erfolgen kann, dass die Spiracula als selbstständige Perforationen und nicht durch Theilung grosser Protostigmata entstehen. Freilich handelt es sich in

diesen Fällen nur um eine aberrante Entwickelung nicht aller, sondern nur vereinzelter Spaltenreihen. So beschrieb Selys-Longchamps (1900) eine junge *Ascidiella scabroides*, die links sechs normale Spaltenreihen führte, rechts aber in der vierten und fünften Reihe abnorme Verhältnisse zeigte. In der fünften Reihe fand sich nur eine etwas grössere rundliche Spalte, die aber einem schlitzförmigen Protostigma durchaus unähnlich war; in der vierten Reihe lagen neben zwei Spiraculis einige winzige, weit zerstreute Perforationen, die meines Erachtens nur als selbstständige Durchbrechungen und nicht aus der Theilung eines Protostigmas entstanden sein konnten. Auch bei *Perophora Listeri* habe ich übrigens zuweilen derartig abnorm ausgebildete Spaltenreihen zwischen und neben den normalen angetroffen. In einem Falle waren die beiden hinteren Reihen der linken und die hintersten der rechten Seite zum grössten Theil von winzigen, weit voneinander entfernten, rundlichen Spalten gebildet, die zweifellos selbstständig und voneinander unabhängig sich gebildet haben mussten.

Nachdem bei den Monascidien aus der Theilung der Protostigmata etwa 1—$1^1/_2$ Dutzend Spiracula in jeder Reihe entstanden sind, beginnt gewöhnlich die im folgenden Abschnitt näher beschriebene Vermehrung der Reihen durch Halbirung sämmtlicher Einzelspalten. Die Zahl der Kiemenspalten wächst aber auch weiterhin noch in jeder Reihe, dann aber wohl niemals mehr, oder wenigstens nur ausnahmsweise (*Corella*) durch einfache Zweitheilung der Spalten, so wie es stets auf den frühesten Stadien der Fall war. Immer aber sollen, wie zuerst Willey hervorhob, die neuen Spalten von den älteren aus entstehen, und der Spaltenrand für die neuen Stigmata schnürt sich vom Epithel der alten ab. Bei *Ascidiella* bildet sich entweder am vorderen oder hinteren Spaltenende, dort, wo das verdickte cubische Epithel liegt, ein winziger Divertikel, der später sich abschnürt und zu einer neuen Spalte auswächst. Das Lumen dieser stand also anfänglich mit der alten Spalte im Zusammenhang und entsteht nicht als eine selbstständige Perforation (Selys-Longchamps). Das Letztere stimmt auch für die Spaltenbildung der *Ciona*, nur soll bei dieser der ganze vordere oder hintere Spaltenzipfel sich abschnüren, indem die flachen seitlichen Spaltenränder unmittelbar vor oder hinter dem Zipfel sich zu einem cubischen Epithel verdicken, sich einbuchten und miteinander verwachsen. Das abgeschnürte Spaltenende wächst zu einer neuen Spalte aus, die sich neben die alten in derselben Reihe einordnet (Damas). Eine wesentliche Verschiedenheit zeigen aber diese beiden Modi der Spaltenvermehrung in einer Reihe nicht.

Bei der *Clavelina* fanden wir (p. 881), dass mitten zwischen den alten Spalten einer Reihe neue als selbstständige Perforationen auftraten, und zuweilen traf es sich, dass das Epithel für die neu sich bildenden Stigmata in engster Verbindung mit dem Spaltenrand der alten stand; aber nur selten (p. 880) communicirten die Lumina einer alten und neuen Spaltenanlage miteinander. Nur ausnahmsweise sollen dagegen einzelne

Spiracula der Monascidien als neue Durchbrechungen entstehen. Selys-Longchamps fand solche vollständig isolirte Spaltenanlagen ganz vereinzelt in der Kiemenwand bei einer *Ascidiella,* enthält sich aber jeder Andeutung über die Herkunft dieser accessorischen Spiracula. Meiner Meinung nach können sie sich nur als selbstständige Perforationen zwischen den alten gebildet haben. Ich glaube, dass diese Vermehrungsweise der Spalten innerhalb einer Reihe auch bei Monascidien viel häufiger vorkommt, als jetzt zumeist angenommen wird.

c. Vermehrung der Spaltenreihen. Schon aus der im letzten Abschnitt gegebenen Beschreibung der Kiemenspaltenbildung geht hervor, dass auch in Bezug auf die Vermehrung der Spaltenreihen nicht alle Ascidien sich gleichartig verhalten. Da bei dem zweiten hier behandelten Typus der Spaltenbildung bei Monascidien mindestens sechs Protostigmata entstehen, ist sechs auch die Mindestzahl der Spaltenreihen, die hier ursprünglich auftritt. Die weiteren Reihen bilden sich auf zwei verschiedene Weisen, die durchaus nicht immer auf verschiedene Arten beschränkt sind, sondern an den verschiedenen Stellen eines Kiemenkorbes gleichzeitig nebeneinander vorkommen können (*Styelopsis*).

Die Zahl der Spaltenreihen kann dadurch über sechs hinausgehen, dass mehr als sechs secundäre Protostigmata entstehen und diese hinteren und jüngsten Protostigmata (protostigmates surnuméraires Julin's) sich in gleicher Weise wie die vorderen in Spaltenreihen verwandeln. Wie bereits oben (p. 892) ausgeführt worden ist, bilden sich bei *Styelopsis* ungefähr ein Dutzend Protostigmata und dementsprechend auch sofort ebensoviele Kiemenspaltenreihen. Wo bei den stockbildenden Ascidien eine grössere Anzahl von protostigmaähnlichen Querschlitzen auftritt, scheinen diese sich nur ausnahmsweise in Spaltenreihen umzuwandeln. Während Garstang im Oozooid von *Botryllus aurolincatus* fünf Protostigmata in Umbildung zu Spaltenreihen beobachtete, zeigen die Abbildungen, die Pizon von *Botrylloides rubrum* gegeben hat, sieben ungetheilte Protostigmata. Ebenso sollen sich nach Garstang von den acht Protostigmen bei *Thylacium Sylvani* nur die fünf vorderen in Spalten zerlegen (p. 888 fg.).

Allgemein verbreitet ist bei den Monascidien ein zweiter Modus der Vermehrung der Kiemenspaltenreihen. Er besteht im Wesentlichen darin, dass alle Spalten einer Reihe, oft ganz oder nahezu gleichzeitig, in zwei hintereinander liegende Spiracula sich theilen, so dass aus einer Querreihe zwei geworden sind. Diese Verdoppelung der Reihen beginnt zumeist am Vorderende der Kiemen und schreitet mehr oder minder rasch nach hinten zu fort, so dass schliesslich in den meisten Fällen alle sechs aus den Protostigmen hervorgegangenen Reihen halbirt werden. Zuweilen beginnt aber auch die Entwickelung hinten und schreitet nach vorn zu vor. Bei *Styelopsis* beginnt und vollzieht sich die Theilung der ersten Reihe, während am Hinterende des Kiemendarms noch neue Protostigmata sich bilden (Textfig. 187, p. 892). Nach und nach aber verdoppeln

sich auch alle hinteren Primärreihen. Bei *Ciona* scheint zumeist die Verdoppelung der Spaltenreihen zwar ebenfalls von vorn nach hinten zu fortzuschreiten, in jeder Reihe aber in der Mitte zu beginnen und dann erst nach dem dorsalen und ventralen Reihenende hinüberzugreifen (Julin). Bei *Ascidiella* würde nach Selys die Halbirung der Reihe an beliebig verschiedenen Stellen beginnen können. Wiederholte Verdoppelungen der neu entstandenen Reihen ermöglichen das Auftreten so grosser Reihenzahlen, wie sie an einem früheren Orte (p. 382) beschrieben wurden.

Die Vermehrung der Kiemenspaltenreihen der Monascidien über die Sechszahl hinaus ist neuerdings besonders von Selys-Longchamps, Damas und Julin beobachtet worden, nachdem bereits früher Willey darauf aufmerksam gemacht hatte, dass bei *Ciona* die Reihen sich dadurch verdoppeln können, dass alle nebeneinander liegenden Spalten sich quertheilen. Diese Art der Verdoppelung der Reihen gilt gegenwärtig als die einzige Vermehrungsweise der Kiemenspaltenreihen, und sie hängt zusammen mit dem Auftreten parastigmatischer Quergefässe und mit deren Umbildung zu inneren, zwischen den neu entstandenen Spaltenreihen verlaufenden Quergefässen (siehe oben, p. 857). Die oben beschriebene Zunahme der Quersinus giebt uns daher ein deutliches Bild von dem Wachsthum der Spaltenreihenzahl. Niemals sollen normaler Weise neue Reihen intercalar zwischen den alten dadurch entstehen, dass an den betreffenden Stellen selbstständige Perforationen sich bilden.

Ausnahmsweise fand allerdings Selys-Longchamps bei *Ascidiella* in einem breiten interspiracularen Quersinus, der zwei alte Kiemenspaltenreihen trennte, zwei regelmässige Reihen sehr kleiner Perforationen. Eine reguläre Halbirung der benachbarten Spaltenreihen konnte nicht vorhergegangen sein, und es ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass hier thatsächlich eine Intercalation zweier neuen Reihen durch selbstständig aufgetretene Spalten erfolgte.

Die erste Verdoppelung der primären Spaltenreihen beginnt, wenn die Zahl der Spiracula in der Reihe etwas mehr als ein Dutzend beträgt; nach Julin finden sich dann bei *Ciona* 16, bei *Styelopsis* 18 Kiemenspalten. Wohl in der Mehrzahl der Fälle theilt sich zuerst die vorderste Reihe (*Ciona*, *Styelopsis*), zuweilen aber auch (*Ascidiella scabroides*) die letzte (VI). Dementsprechend scheint auch auf den folgenden Stadien bald die vordere, bald die hintere Kiemenregion in der Entwickelung vorauszueilen. Das wichtige, wie es scheint sehr vielen Ascidien gemeinsame Merkmal liegt aber darin, dass die den sechs primären Spaltenreihen entsprechenden Zonen des Kiemendarms sich während der ganzen Entwickelung getrennt erhalten, so dass auch im ausgebildeten Thiere die Sechstheilung der Kieme sich nachweisen lässt und manchmal sogar ziemlich deutlich hervortritt. Durch mehrere aufeinanderfolgende Theilungen geht schliesslich aus jeder Primärreihe eine ganze Gruppe von Spaltenreihen hervor, und diese Verdoppelungen der Reihen erfolgen

in jeder der sechs Zonen bis zu einem gewissen Grade selbstständig und unabhängig voneinander.

Bei vielen Molguliden (*Molgula ampulloides, Eugyra*) treten sehr frühzeitig die Doppelspiralen auf, und damit erscheint eine weitere Vermehrung der Reihen durch einfache Halbirung aller Spiralen so gut wie ausgeschlossen. So bleiben nur die sechs Primärreihen, allerdings in ganz veränderter Form, bestehen. Die Zahl der einzelnen Spiracula kann sich noch sehr bedeutend vermehren, so dass die Infundibula sehr complicirt werden, aber die sechs Querreihen, in denen sie angeordnet sind, treten doch oft so scharf hervor, dass man in ihnen sofort die sechs Protostigmata erkennt. Allerdings macht Selys-Longchamps darauf aufmerksam, dass doch auch je zwei Reihen, die in letzter Instanz aus einem Primärprotostigma entstanden sind, in innigere Verbindung treten können, und dann lassen sich nur noch drei vollständig voneinader gesonderte Zonen in der Kieme unterscheiden (vgl. p. 897). Bei den Ascidiiden scheinen fast durchweg die sechs Zonen ganz getrennt nebeneinander zu bestehen, wenigstens sehr lange Zeit. Bleiben die fünf primären Quergefässe stets stärker ausgebildet, so sind die sechs Zonen auch im voll entwickelten Thiere leicht unterscheidbar (*Ciona,* zuweilen *Ascidiella*). Holen die secundären Quergefässe zweiter oder auch höherer Ordnungen die erster Ordnung im Wachsthume ein, so fehlt ein sicherer Anhalt, wohin die Grenzen der sechs Zonen zu verlegen sind, obwohl diese sich getrennt erhalten haben (*Corella*). Endlich können aber thatsächlich auch die sechs Zonen ganz undeutlich werden und ineinanderfliessen, wenn sich zwischen ihnen accessorische Spalten oder Spiralen entwickelt haben (vgl. hier auch oben p. 858).

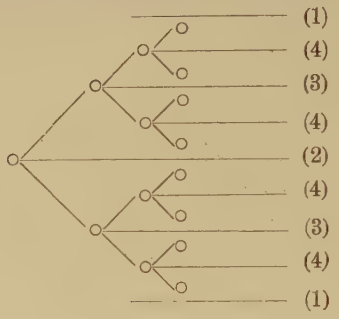
Die Reihenfolge, in der sich die sechs Primärreihen bei *Ascidiella scabroides* verdoppeln, ist nicht ganz constant, nur scheint stets die hinterste mit der Halbirung zu beginnen und dann die vorderste zu folgen. Sind 12 Reihen entstanden, so theilt sich wiederum zuerst die hinterste. Im vollständig ausgebildeten Thier haben sich sämmtliche alten Reihen mindestens dreimal nacheinander getheilt, so dass aus jeder Primärreihe acht secundäre entstanden sind, zwischen denen in gesetzmässiger Weise die inneren Quergefässe der verschiedenen Ordnungen angeordnet erscheinen. In den vier mittleren Zonen (II—V) scheinen nur diese Reihenverdoppelungen vorzukommen, so dass für sie das folgende Schema zu gelten hat, in dem jede Spaltenreihe durch einen Kreis dargestellt wird und auch die Quergefässe durch die entsprechenden Zahlen*) vertreten sind. (Vgl. Tabelle I.)

In der I. Zone sind bereits mehr als acht Spaltenreihen ausgebildet, denn es haben sich die beiden vorderen Reihen abermals getheilt, und

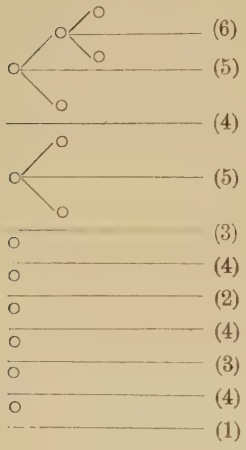
*) Die Erklärung der Formeln ist bereits oben (p. 859) gegeben worden.

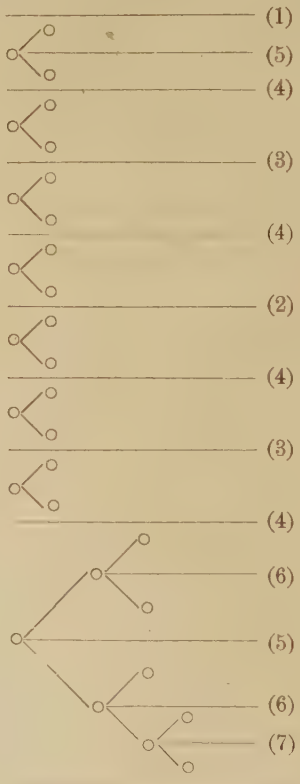
auch die vorderste dieser vier neu entstandenen Reihen hat sich wieder verdoppelt. Daher zählt die erste Zone 11 Spaltenreihen. (Tabelle II.) In der VI. Zone erscheint die Zahl der Reihen bis auf 19 herangewachsen, denn es haben sich alle acht Reihen, die denen der mittleren Zone gleichwerthig

I. Tabelle über die Zerlegung einer primären Spaltenreihe in die acht Spaltenreihen der der II.—V. Zone bei *Ascidiella*.



II. u. III. Schematische Darstellung der Vermehrung der Kiemenspaltenreihen in der I. und VI. Zone bei *Ascidiella scabroides*.
Die Zerlegung der primären Spaltenreihe in acht Reihen ergiebt sich aus der vorhergehenden Tabelle.





Retropharyngealrinne.

sind, verdoppelt. Ferner haben sich auch schon wieder die beiden letzten Reihen von diesen getheilt, und auch die hinterste von diesen beiden zuletzt entstandenen hat sich bereits gespalten. Daraus ergiebt sich, dass die VI. Zone gegenüber der I. genau um eine Verdoppelung der Spaltenreihen voraus ist. So wie in der I. Zone die vordersten Reihen den anderen in der Entwickelung vorangehen, ist das in der VI. Zone mit den hintersten Reihen gegenüber den vorderen der Fall (Tabelle III).

Bei *Ciona intestinalis* folgen einander viel zahlreichere Reihenverdoppelungen als bei *Ascidiella*, und in alten Thieren findet man in jeder Kiemenzone 64—128 und noch mehr Spaltenreihen. Es scheint, dass während des ganzen Lebens eine Zunahme der Reihen erfolgt, und je grösser und älter die Thiere sind, um so reicher gegliedert erweist sich die Kieme. Die sechs Zonen bleiben stets nachweisbar, und die vorderste soll, wenigstens in jüngeren Thieren, die an Spaltenreihen reichste sein. In älteren müssten allerdings die hinteren Zonen die versäumten Reihenverdoppelungen wieder nachholen, denn Damas (1901) zeichnet in jeder Zone gleichmässig 32 Spaltenreihen.

Das Vorauseilen des vorderen Kiemenabschnitts in der Entwickelung prägt sich bei *Ciona* übrigens nicht nur in der Bildung der Spaltenreihen und Quergefässe aus, sondern in gleicher Weise auch in der Kiemenmusculatur, die zwischen den beiden Epithelschichten der Kieme in den Blutlacunen der primären Leibeshöhle entsteht (p. 598 fg.). Diese Kiemenmuskeln entstehen nicht gleichzeitig zuerst in allen fünf Quergefässen erster Ordnung, dann in den sechs zweiter Ordnung u. s. w., sondern es schreitet die Entwickelung allmählich von der I. Zone nach den hinteren zu fort, und nur innerhalb derselben Zone bestimmt die Ordnungszahl der Quergefässe die Reihenfolge des Auftretens der Musculatur. Daher sieht man in der I. Zone bereits in den Gefässen erster und zweiter Ordnung Muskelzüge, wenn in den hintersten Zonen überhaupt noch keine Kiemenmuskeln aufgetreten sind. Bei *Ciona* scheint es zweifelhaft, ob diese Muskeln aus den schon früher in den Gefässen befindlichen Mesodermzellen hervorgehen, wie Lahille für *Glossophorum* angenommen hatte. Nach Damas bilden sich die Kiemenmuskeln der *Ciona* im engsten Zusammenhange mit der Musculatur der Trabekel (p. 496), und zwar sollen sie von der allgemeinen Leibesmusculatur aus sich abspalten und durch die grossen dorsalen Trabekel in die Kiemenwandungen hineinwachsen, indem sie den Weg der grossen Gefässe verfolgen. Daher treten die Muskelzüge in den Kiemengefässen vorn zuerst nicht an allen Stellen, sondern nur dorsal auf und wachsen später erst allmählich immer weiter ventral zu.

Während bei *Ciona* und vielen anderen Ascidiiden und Cynthiiden die Verdoppelung einer Reihe erst dann eintritt, wenn die längsgestreckten Kiemenspalten ihre endgültige Form und zumeist auch volle Grösse erreicht haben und in grösserer Zahl in einer Reihe nebeneinander liegen, beginnt bei *Corella* die Vermehrung der Reihen schon auf einem viel früheren Stadium, lange bevor die typische Spiralform gewonnen ist. So

sind bereits 12 Spaltenreihen vorhanden, wenn die Spiracula noch halbmondförmig erscheinen, zu je acht eine Reihe bilden und noch mehrfache Theilungen durchzumachen haben, bis in einem späteren Altersstadium endlich die definitiven Spiralspalten sich zu bilden beginnen (vgl. Textfigur 189, p. 899). Dieses letztere geschieht erst dann, wenn sich die Reihen bis auf 48 vermehrt haben. Während aller dieser früheren Entwickelungsvorgänge konnten wir bei jeder Spaltenvermehrung ein regelmässiges Alterniren in der Art feststellen, dass die eine Halbirung eine Verdoppelung der Spaltenzahl in jeder Reihe bedingte, die folgende Spaltentheilung aber zu einer Verdoppelung der Spaltenreihen führte. Weiter oben (p. 898 fg.) ist das bereits eingehend auseinandergesetzt worden.

Bei *Molgula ampulloides* (*Eugyra* und anderen Molguliden) bleibt die Zahl der Kiemenspaltenreihen infolge des ausserordentlich frühzeitigen Auftretens der Doppelspiralen eine sehr geringe. Im Wesentlichen persistiren die sechs, den sechs Protostigmen entsprechenden Primärreihen, und nur am ventralen Reihenende leitet sich die Verdoppelung zu zwölf Doppelspiralreihen ein (vgl. p. 896 fg.). Mit dieser geringen Zahl der Querzonen hängt es zusammen, dass jede dieser sich über einen relativ viel bedeutenderen Theil der Kieme ausdehnt, als eine Querreihe von Kiemenspalten der Ascidiiden. Eine fertig ausgebildete Doppelspirale der Molgulidenkieme entspricht in Wirklichkeit nicht nur zwei definitiven Spiraculis einer Ascidiide, sondern einer ganzen, grösseren Spaltengruppe.

3. **Allgemeines über die beiden Typen der Kiemenspaltenbildung.** Die auf den vorhergehenden Seiten (p. 869 fg., p. 881 fg.) gegebene Beschreibung der Bildung der Kiemenspalten bei den einfachen und zusammengesetzten Ascidien hat das Vorkommen von zwei verschiedenen Entwickelungstypen erwiesen. Allerdings sind diese beiden Modi nicht streng auf zwei Ascidiengruppen vertheilt, denn der zweite, gewöhnlich die Monascidien kennzeichnende Typus findet sich auch bei Synascidien (z. B. Botrylliden) neben dem ersten Bildungsmodus vor, und überdies ist es durchaus nicht ausgeschlossen, dass auch in der Monascidienkieme da und dort sich einzelne Spalten als selbstständige Perforationen bilden, wie es für die meisten zusammengesetzten Ascidien typisch ist.

Ich habe bereits an einer anderen Stelle darauf aufmerksam gemacht, dass auch die Bildung der sechs Primärspaltenreihen ausnahmsweise bei den Monascidien nicht nur durch Theilung der Protostigmata erfolgt, sondern dass auch neue Perforationen, wie bei den Synascidien, auftreten können (p. 902). Und ebenso fanden wir auch in älteren Spaltenreihen nicht immer das neue Spiraculum als Divertikel des alten Spaltenepithels auftretend, denn gelegentlich bildeten sich mitten in den Reihen neue Perforationen (p. 903). Damit scheinen die beiden Entwickelungstypen der Spalten weniger scharf getrennt, als jetzt gewöhnlich angenommen wird.

Immerhin wird die hohe Bedeutung der Unterschiede in der Kiemenspaltenbildung nicht unterschätzt werden dürfen, und jedenfalls

hat es sich als unzutreffend erwiesen, dass, wie Julin behauptete, die Kiemenspalten einer Reihe niemals aus zahlreichen selbstständig und voneinander gesonderten Perforationen hervorgehen. Ich möchte aber nicht unterlassen, an dieser Stelle besonders hervorzuheben, dass weder Garstang noch ich daran gedacht haben, die beiden in der Ontogenie auftretenden Bildungsarten der Kiemenspalten auf zwei phylogenetisch ganz verschiedene und auf zwei gesonderte Ascidienstämme beziehbare Processe zurückzuführen, sondern dass wir stets der Ansicht waren, dass es sich nur um zwei Modificationen eines ursprünglichen Vorganges handele. Ich hatte bereits 1893 erwähnt, „dass es a priori wahrscheinlicher ist, es stelle die bei *Clavelina* auftretende Bildungsweise eine cänogenetisch verkürzte Form jener anderen dar". Da wir stets die bei der Knospung der Ascidien auftretenden Erscheinungen gegenüber der Embryonalentwickelung mehr oder minder stark verändert, und zwar immer verkürzt antreffen, konnte ich meine Auffassung durch den Hinweis auf die von Garstang beschriebene Entwickelungsweise von *Botryllus* stützen, bei dem die Kiemenspalten im Embryo nach Art von *Ciona*, in den Knospen nach dem Typus der *Clavelina* entstehen, „obwohl diese Thatsachen gar nicht besonders stark ins Gewicht fallen". Eigentlich bedarf es gar keiner näheren Begründung, dass die Kiemenspaltenbildung bei den Synascidien, bei denen alle Perforationen, die überhaupt auftreten, sich direct in die definitiven Spiracula verwandeln, den directeren und kürzeren Entwickelungsgang darstellt, als die Bildungsweise bei den Monascidien, bei denen die primären Perforationen zwar nur in geringer Zahl sich bilden, aber niemals direct zu den endgültigen Kiemenspalten werden, sondern zuvor noch mannigfache Theilungen und Veränderungen zu durchlaufen haben. Diese beiden Entwickelungsphasen der Spiracula der Monascidien, Bildung der Primärspalten und Verwandlung dieser in die definitiven Spalten, erscheinen bei den meisten Synascidien in einen Vorgang zusammengezogen. Für die Annahme, dass erst im Verlaufe der Ontogenie der Monascidien die Auflösung einer ursprünglich directen Entwickelung der Kiemenspalten in zwei Phasen eingetreten sei, scheint mir jede Grundlage zu fehlen, und daher werden wir das Auftreten von primären und secundären Protostigmen auf einen alten phylogenetischen Vorgang zurückführen müssen. Dieser ist freilich jetzt nicht mehr vollkommen palingenetisch in der embryonalen Entwickelungsgeschichte der Ascidien erhalten, aber die vergleichende Betrachtung der Monascidien-Entwickelungsvorgänge, die den phylogenetischen Processen wenigstens ähnlich sein müssen, dürfte doch einen Rückschluss auf diese letzteren gestatten.

Bevor wir in diese rein hypothetische Erörterung eintreten, möchte ich noch einige Bemerkungen über gewisse Unterschiede und andererseits auch Uebereinstimmungen in den beiden Arten der Kiemenspaltenbildung vorausschicken. Es ist das Verdienst von Julin, in seiner neuesten Arbeit (1904) nachgewiesen zu haben, dass die beiden Bildungsweisen der

Kiemenspalten nicht immer so scharf voneinander unterschieden sind, als es bisher angenommen wurde, und dass es Zwischenformen giebt, die den Gegensatz überbrücken.

Solche Zwischenstadien lehren uns die Embryonalentwickelung und auch die Knospung von *Distaplia* und *Perophora* kennen. Denn wie oben (p. 874 u. 877) ausgeführt worden ist, finden sich bei den Knospen dieser Ascidien zuerst an den Stellen, an denen später die vier Spaltenreihen liegen, vier streifenförmige Verdickungen des Kiemendarmepithels, und in jedem dieser Streifen entstehen die definitiven Spiracula als selbstständige Perforationen. Die vier Streifen entsprechen der Lage nach durchaus vier secundären Protostigmen, und solche würden in der That gebildet werden, wenn an Stelle der zahlreicheren Spiracula jeder Reihe immer nur eine grosse Querspalte zum Durchbruch gelangte. Spätere Theilungen einer solchen grossen Querspalte müssten zu einem ganz gleichen Endstadium führen, wie es das bei den Knospen direct erreichte ist. Die Spaltenbildung bei den Embryonen dieser Ascidien erfolgt im Wesentlichen in der gleichen Weise, nur dass die in einer Querreihe gelegenen Spiracula weniger gleichzeitig, sondern mehr nacheinander zum Durchbruch gelangen. Ziemlich allmählich schreitet die Bildung der Spalten in jeder Reihe nach der Ventralseite zu vor, und die dorsalen Perforationen jeder Reihe bilden sich im engsten Zusammenhang miteinander, bevor noch eine strangförmige, quer verlaufende Verdickung des Kiemendarms aufgetreten ist (Textfig. 182 *E*, p. 872).

Eine besondere Erwähnung verdient ein Unterschied, der bei der Vermehrung der Spaltenreihen bei Monascidien und bei *Clavelina* sich bemerklich macht. Wenn bei *Clavelina* die vier ersten Kiemenspaltenreihen sich gebildet haben, erfolgt die weitere Zunahme der Reihen lediglich an den äussersten vorderen und hinteren Rändern des Kiemendarmes, während zwischen den alten Reihen, in der Mitte der Kieme, keine neuen mehr gebildet werden. Es sind also im Wesentlichen nur zwei terminale Wachsthumszonen für die ganzen Reihen vorhanden, während neue Einzelspalten freilich auch an anderen Stellen entstehen können (vgl. oben, p. 879). Nachdem hingegen bei den Monascidienembryonen die sechs ersten Spaltenreihen aus den secundären Protostigmen entstanden sind, bilden sich überall in deren ganzen Bereich, auch zwischen den alten Reihen, neue, indem nach und nach, von vorn nach hinten zu fortschreitend, alle sechs ersten Reihen Halbirungen erfahren können. Ob dieser Gegensatz ein allgemein gültiger, alle Monascidien einerseits, die knospenbildenden andererseits charakterisirender ist, vermag ich nicht zu entscheiden, wenngleich es mir nicht sehr wahrscheinlich dünkt.

Die in dem vorhergehenden Abschnitt mitgetheilten Thatsachen über die Bildung der primären und secundären Protostigmata (p. 883 u. fg.)

haben das Ergebniss gebracht, dass wahrscheinlich bei allen Monascidienembryonen jederseits nur drei selbstständige Perforationen auftreten, aus denen alle zahlreichen definitiven Spiracula sich ableiten. Die durch Selys-Longehamps, Damas und zuletzt durch Julin bekannt gewordenen Vorgänge bei der Bildung der drei primären Protostigmata und deren Theilung in die sechs secundären und nicht zum geringsten auch die Vermehrung der secundären Protostigmata am Hinterende der Kieme bei *Styelopsis* (Textfig. 187) scheinen es nahezulegen, von einer typischen Branchiomerie der Ascidienkieme zu sprechen und die drei primären Spaltenpaare als Andeutungen von drei phylogenetisch sehr alten und ursprünglichen, wahren Segmenten aufzufassen. Zweifellos vertragen sich die Ergebnisse der neuesten Untersuchungen mit dieser Ansicht viel besser als die älteren Befunde von Van Beneden und Julin und von mir an *Ascidiella* und *Ciona*. Van Beneden und Julin hatten seinerzeit mit Recht betont, dass die von ihnen beobachtete Reihenfolge des Auftretens der sechs für ursprünglich gehaltenen Primärspalten sich mit den Vorstellungen über die Bildungsweise echter Segmente kaum in Uebereinstimmung bringen lässt. Sowohl die von den belgischen Forschern festgestellte Reihe II, IV, V, I, III, VI, als auch die von mir bei *Ciona* beobachtete I, IV, III, II, V, VI (vgl. die Tabelle auf p. 887) zeigen für die ersten Kiemenspaltenreihen durchaus nicht das für die Segmentation charakteristische Auftreten der jüngsten segmentalen Bildungen am Hinterende.

Bereits Willey (1893) hatte aus seinen oben (p. 884) mitgetheilten Befunden geschlossen, dass die Stammform der Ascidien jederseits drei Kiemenspalten besessen haben müsse. Ich habe aber schon früher (1893 und in einem Referat über Willey's Arbeit im Zoolog. Centralblatt, Bd. I, 1894) betont, dass Willey's Beobachtungen eine derartige Schlussfolgerung durchaus nicht als nothwendig erscheinen lassen. Denn thatsächlich beobachtet hatte Willey bei *Ciona* vier Paar selbstständig auftretende Perforationen, die sich jederseits in sechs hintereinander liegende Querspalten verwandeln. Die vier ersten Querspalten leitete er von einer ursprünglichen ab, und dass die an erster und vierter Stelle liegenden Spalten in der Embryonalentwickelung selbstständig und unabhängig voneinander auftreten, deutete er als einen cänogenetischen Vorgang. Mit derselben Berechtigung liessen sich aber auch die ontogenetisch selbstständig auftretende fünfte und sechste Spalte von einer gemeinsamen Urspalte entstanden denken, und dann hätte die Stammform der Ascidien nur zwei Spaltenpaare besessen. Versteht man sich überhaupt einmal zu der Annahme, dass cänogenetische Vorgänge zu einem zahlreicheren Auftreten von primären Protostigmen in der Embryonalentwickelung führen, so könnten, ebensogut wie vier Paar Spalten, auch drei und selbst zwei nicht mehr der ursprünglichen Zahl entsprechen, sondern bereits eine secundär eingetretene Vermehrung bedeuten.

Wie gross die Zahl der als selbstständige Durchbrechungen auftretenden Protostigmata werden kann, beweisen, von *Botryllus* und *Thylacium* abgesehen, die Pyrosomen, die Willey den Ascidien zuzählt. Bei den Pyrosomen*) zeigen die Kiemenspalten zeitlebens das Aussehen der über die ganze Kiemendarmbreite sich erstreckenden schlitzförmigen Protostigmata. Wer also die Pyrosomen direct von solchen Ascidien ableitet, die nur drei Paar Protostigmata besassen, muss zugeben, dass die Zahl dieser plötzlich ausserordentlich steigen kann. Das gleiche erweisen die Embryonen aller der Ascidienarten, deren Kiemenspalten nach dem oben (p. 869 fg.) geschilderten ersten Typus sich entwickeln, und alle Ascidienknospen. Es besteht also die Möglichkeit, dass bei der Vorfahrenform der Ascidien nur ein einziges Paar Perforationen vorhanden war.

Wer allerdings die durch Selys und Damas bekannt gewordenen Entwickelungsvorgänge bei Monascidien als palingenetische auffasst, wird der Thatsache, dass sämmtliche definitiven Spiracula aus drei primären Spaltenpaaren ihren Ursprung nehmen, eine hohe Bedeutung beimessen und zum mindesten alle einfachen Ascidien von einer letzten gemeinsamen Vorfahrenform ableiten, die jederseits drei Kiemenspaltenreihen oder doch wenigstens drei primäre Protostigmata führte. Zu diesem Ergebniss ist jüngst auch Julin gelangt, der sich dahin äussert: que toutes les Ascidies simples, dont le développement a été étudié jusqu' à ce jour, sont des Tuniciers pourvus de trois paires de fentes branchiales."

Solange man keine Ascidien kannte, bei denen eine noch geringere Zahl primärer Protostigmata als drei Paar auftrat, musste es naheliegen, so wie es anfänglich auch Willey gethan hatte, sämmtliche Ascidien auf eine mit drei grossen Querspaltenpaaren ausgestattete Urform zurückzuführen. Damit stand auch in vollster Uebereinstimmung, dass die geringste Zahl der Kiemenspaltenreihen, die bei ganz ausgebildeten Ascidien beobachtet worden war, ebenfalls nur drei Paar betrug (p. 377 u. 382). Zwar hatte Milne-Edwards eine *Clavelina* beschrieben, die jederseits nur zwei Kiemenspaltenreihen tragen sollte; ich habe aber gezeigt (1884), dass diese theoretisch so bedeutungsvolle Form keine besondere Species bildet, sondern nur ein Jugendstadium darstellt einer solchen Art, die im Alter durch zahlreichere Spaltenreihen ausgezeichnet ist (p. 870). Mit dem grössten Interesse habe ich daher die Mittheilung Julin's (1904) vernommen, dass er eine neue Ascidie aufgefunden hätte, die *Archiascidia neapolitana*, die unter allen bekannten Arten die tiefste Ausbildungstufe darstellt, da sie nur zwei Spaltenreihen jederseits besitzt. „Elle est caractérisée par la présence d'un cloaque et de deux paires de fentes branchiales, placées l'une derrière l'autre, mais subdivisées de façon à constituer deux paires de rangées de stigmates branchiaux." Die Existenz einer

*) Auf die ganz abweichende Auffassung über die Bedeutung der Pyrosomen-Kiemenspalten, die letzthin Julin vertreten hat, werde ich in einem späteren, die Pyrosomen speciell behandelnden Abschnitt näher eingehen.

derartigen Ascidie ist a priori sehr wahrscheinlich, indessen sind die Angaben Julin's leider nur so unvollständig und auch die beigefügte Zeichnung so unvollkommen, dass wir über den Bau dieser wichtigen Form bislang nur ganz ungenügend aufgeklärt worden sind und mit Spannung den in Aussicht gestellten ausführlicheren Schilderungen entgegensehen müssen. Bis dahin erscheint es mir allerdings noch nicht ganz ausgeschlossen, dass auch eine andere Deutung des Kiemenbaues möglich ist.

Julin leitet diese *Archiascidia* direct von einer hypothetischen Vorfahrenform ab, die an der Wurzel des gesammten Ascidienstammes stehen soll und als *Protoascidia* bezeichnet wird. Diese Stammform besass wahrscheinlich noch keine Cloake, und der Kiemenkorb führte jederseits nur zwei primäre, schlitzförmige Protostigmata. Ihre hohe Bedeutung verräth sich auch dadurch, dass noch jetzt in der ontogenetischen Entwickelung sehr zahlreicher Ascidien, und zwar der einfachen sowohl wie der knospenbildenden, vorübergehend ein Stadium auftritt, in dem erst zwei Spalten jederseits zum Durchbruch gelangt sind. Während bei den Monascidien ein phylogenetisch höheres Stadium dadurch erreicht wird, dass ein drittes primäres Protostigmenpaar entsteht, bleiben bei anderen Ascidien, wie bei *Distaplia* und *Perophora*, nur die beiden ersten Paare bestehen, und nur von diesen stammen alle die zahlreichen Spiracula der fertig entwickelten Kieme ab. Bei *Archiascidia* erfolgt die Weiterbildung der Kieme nur bis zur Auflösung eines jeden Protostigmas in eine Spaltenreihe; bei *Distaplia* und den anderen hierher gehörenden Ascidien vermehren sich überdies noch die durch Theilung der beiden Protostigmata entstandenen Spaltenreihen, denn alle diese Formen sind „des Tuniciers pourvus de deux paires de fentes branchiales, subdivisées en plusieurs rangées de stigmates branchiaux".

Ich bin davon entfernt, zu bestreiten, dass in der Embryonalentwickelung der *Distaplia* und *Perophora*, so wie Julin es beschrieben hat, nur zwei primäre Spaltenpaare auftreten, aus denen sämmtliche definitiven Spiracula der vier Reihen sich herleiten. Für *Clavelina* aber gilt, wie ich oben erwiesen habe, dieser Bildungsmodus nicht, und die Zahl der selbstständig auftretenden Perforationen ist hier eine viel grössere. Nach dem oben entwickelten Gesichtspunkt, dass eine secundäre Vermehrung der ersten selbstständig auftretenden Spalten überall und jederzeit eintreten könne, verträgt sich mit dieser Thatsache sehr wohl die phyletische Abstammung der *Clavelina* von einer mit zwei Spaltenpaaren versehenen Vorfahrenform. Immerhin aber möchte ich vorläufig doch noch Bedenken tragen, die ganze Ascidienklasse lediglich nach dem Verhalten in der Entwickelung der Kiemenspalten einfach in zwei Gruppen zu theilen, die auf eine Stammform mit zwei oder mit drei primären Protostigmapaaren zurückzuführen wären. Die fehlende Kenntniss von der Entwickelung der Kiemen, besonders der meisten Synascidien, würde es uns unmöglich machen, die systematische Stellung zahlreicher Ascidiengruppen von diesem Standpunkt aus auch nur einigermassen sicher zu beurtheilen.

Ganz unabhängig von diesen Erwägungen über eine mit zwei oder drei Primärspaltenpaaren ausgerüstete Stammform aller Ascidien ist die Frage, ob die Stammform aller Tunicaten nur ein oder mehrere Spaltenpaare besessen habe. Ich glaube schon längst überzeugend nachgewiesen zu haben (1885), dass es mit den vergleichend anatomischen und auch entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen völlig unvereinbar ist, für den ganzen Tunicatentypus eine durch mehrere (drei) Spaltenpaare ausgezeichnete Vorfahrenform anzunehmen, sondern es konnte diese nur ein primäres Spaltenpaar besessen haben. Auf eine solche Vorfahrenform ist in letzter Instanz auch die ganze Ascidienklasse zurückzuführen, und zu dieser Auffassung hat sich nunmehr auch Willey (1899) bekannt, und andere Forscher sind darin gefolgt.

Die noch bestehenden Controversen betreffen im Wesentlichen die Stellung der Appendicularien. Da die Appendicularien jederseits nur ein Spiraculum besitzen, könnten sie keinesfalls der Tunicatenstammform sehr nahe stehen, wenn diese bereits drei Spaltenpaare zur Ausbildung gebracht hätte. Neuerdings ist aber wieder mehrfach die Stellung der Appendicularien nahe der Wurzel des Tunicatenstammes in Zweifel gezogen worden, und Willey hat den Versuch unternommen, nachzuweisen, dass es sich nicht um ursprüngliche, sondern um weit rückgebildete Formen handelt. Er stützt sich dabei auf das Verhalten der Flimmergrube (Hypophysis), des Herzens und der Segmentation des Ruderschwanzes. Ich kann aber eine solche Beurtheilung der Organisation und der systematischen Stellung der Appendicularien in keiner Weise theilen und vermag nirgends deutliche Anzeichen einer vollzogenen Rückbildung zu erkennen. Im Besonderen habe ich (1894, 1900) den Nachweis geführt, dass die angebliche Segmentation des Schwanzes überhaupt keine Segmentation bedeutet, und dass der eigenartige Bau des Ruderorgans sich am wenigsten durch Rückbildung eines ursprünglich gegliederten Leibesabschnittes erklären lässt.

Eine andere, neuerdings wieder mehrfach vertretene Auffassung geht dahin, dass die Appendicularien geschlechtsreif gewordene, mehr oder minder erheblich cänogenetisch umgestaltete Larvenformen von Ascidien seien. Zunächst möchte ich daran erinnern, dass diese Ansicht nichts weniger als neu und originell ist, wie manche zu glauben scheinen. Sie bedeutet vielmehr eine Rückkehr auf einen Standpunkt, den die Wissenschaft vor mehr als 50 Jahren eingenommen hat, als man vom Bau der Appendicularien noch höchst ungenaue Vorstellungen gewonnen hatte. Zuerst hielten viele die Appendicularien für Ascidienlarven, die ihre Entwickelung noch nicht vollendet hätten. Als man aber die Geschlechtsorgane auffand, musste man zur Einsicht gelangen, dass es sich um besondere Thierarten handelt, die sich weiterhin nicht mehr in festsitzende Ascidienformen metamorphosiren können. Namentlich Leuckart hat die Frage erörtert, ob die Appendicularien nicht als geschlechtsreif gewordene geschwänzte Larvenformen zu betrachten seien (vgl. oben, p. 65 u. fg.).

Letzthin hat auch Plate (Descendenztheoretische Streitfragen, 1903, Biologisches Centralblatt, Bd. 23, p. 715) die Appendicularien als ein typisches Beispiel für geschlechtsreif gewordene Larven angeführt. Mit Kollmann bezeichnet er derartige Erscheinungen im Geschlechtsleben der Thiere als Neotenie, und er versteht darunter „Beschleunigung der Fortpflanzungsperiode, so dass diese während der Larvenzeit eintritt" (Ueber die Bedeutung des Darwin'schen Selectionsprincips, 1903, p. 22). In der zuerst genannten Schrift erklärt Plate: „Neotenie bedeutet, dass alle Organe mit Ausnahme der Geschlechtsorgane gehemmt wurden und ihre jugendliche Form bewahren; die Species sinkt gleichsam von der einmal erreichten Höhe zurück, indem die Geschlechtsreife vorzeitig eintritt und daher zusammenfällt mit einem mehr oder weniger ausgesprochenen infantilen Habitus." Alle diese Definitionen treffen aber meines Erachtens auf die Appendicularien nicht zu. Wären diese Tunicaten geschlechtsreife Larvenformen von Ascidien, so müsste man zunächst feststellen, zu welchen Ascidien diese oder jene Appendicularien als Larven gehören. Wenn freilich vielleicht auch nicht gefordert werden darf, die verschiedenen Appendicularien zu bestimmten Arten oder Gattungen der Ascidien in Beziehung zu bringen, so wird man doch, herrschte in Wirklichkeit Neotenie im Sinne Plate's, verlangen müssen, dass wenigstens die Zusammengehörigkeit zu grösseren Gruppen, mindestens zu bestimmten Familien, der festsitzenden Tunicaten klar erwiesen werde. Diese Nothwendigkeit haben die älteren Autoren vor mehr als 50 Jahren durchaus anerkannt. So versuchte Joh. Müller die von ihm entdeckte *Vexillaria*, bei der er allerdings die Geschlechtsorgane übersehen hatte, als die Larve von *Amaroucium proliferum* zu deuten, und Leuckart müht sich vergeblich, eine *Oikopleura* als die geschlechtsreife Jugendform einer bestimmten Ascidie zu erweisen, aber nur darüber macht er sich schlüssig, dass es sich nicht um eine *Phallusia* oder eine Synascidie handeln könne. C. Vogt wieder glaubt, dass die von ihm beschriebene *Oikopleura* und *Fritillaria* mit Geschlechtsorganen ausgestattete Jugendformen von pelagisch lebenden, *Doliolum* ähnlichen, vielleicht im ausgebildeten Zustande noch unbekannten Tunicaten sein dürften, gewiss aber nicht Ascidienlarven, weil deren Bau zu verschieden sei.

Seither haben wir eine grössere Anzahl verschiedener Appendicularienspecies kennen gelernt, und es hat sich bei deren bedeutenden Unterschieden im Bau die Nothwendigkeit herausgestellt, nicht nur neue Gattungen, sondern auch verschiedene Familien aufzustellen. Andererseits sind auch viele neue Ascidienlarven beschrieben worden, die sehr verschiedenen Gruppen angehören. Die Hoffnungen der älteren Autoren, durch die späteren Entdeckungen die Zusammengehörigkeit der verschiedenen Appendicularien mit bestimmten Ascidien oder anderen Tunicaten erwiesen zu sehen, haben sich in keinem einzigen Falle erfüllt. Im Gegentheil haben alle späteren Untersuchungen nur gelehrt, dass zwischen allen Appendicularien und Ascidienlarven ein scharfer und durchgreifender

Unterschied besteht, und bei aller Variabilität der einen und anderen wird es keinem Kundigen begegnen dürfen, dass er auch nur in einem Falle beide Formen verwechselt. Sollte zufälligerweise einmal eine Appendicularie keine Geschlechtsorgane entwickeln, so wird sie trotzdem nicht für eine Larve gehalten werden können. Und wenn vielleicht eine Ascidienlarve frühzeitig die Geschlechtsorgane zur Entwickelung brächte, so könnte sie deshalb doch nicht den Appendicularien zugezählt werden, denn es müsste sofort möglich sein, sie zu der betreffenden Species oder doch wenigstens zu einer verwandten Ascidiengattung in Beziehung zu bringen. Die Appendicularien bilden also eine von allen anderen Tunicaten scharf abgegrenzte natürliche Gruppe, der wir den Werth einer Klasse zuerkennen, und die wir in eine Anzahl natürlicher Familien zerlegen müssen. Keine dieser letzteren zeigt zu irgend einer Ascidiengruppe und deren Larvenformen innigere Beziehungen als zu den anderen Familien oder Gruppen der Appendicularien. Die Unterschiede im Bau der Appendicularien, die dazu führen, diese in Familien und kleinere Gruppen zu theilen, haben mit den Organisationsverschiedenheiten und mit der systematischen Eintheilung der ausgebildeten Ascidien nichts zu thun. Der Auffassung, dass die Appendicularien geschlechtsreif gewordene Jugend- oder Larvenformen der Ascidien darstellen und in ähnlicher Weise wie der Axolotl durch „Neotenie" entstanden seien, fehlt jede berechtigte Grundlage.

Alle diese Gründe, die ich oben gegen Plate's Auffassung vorgebracht habe, gelten in gleicher Weise gegenüber den Ausführungen Perrier's und Gravier's (1902). Diese Forscher sprechen sich insofern etwas bestimmter über die Stellung der Appendicularien aus, als sie diese Thiere für geschlechtsreif gewordene Larven von Monascidien erklären, „des larves permanentes, légèrement modifiées d'Ascidies simples". Dass sie von Monascidienlarven ausgehen, hat wohl darin seinen Grund, dass diese, ähnlich wie die Appendicularien, noch einen sehr primitiven Kiemenbau zeigen und niemals Knospenanlagen produciren. Dass aber die Appendicularien keinesfalls nur wenig veränderte („légèrement modifiées") Monascidienlarven sein können, ergiebt sich aus den vorhergehenden Darlegungen, wie ich glaube, mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit, umsomehr, als wir zur Ueberzeugung gelangt waren, dass die Appendiculariengruppe überhaupt nicht dem Auftreten von „Neotenie" ihre Entstehung verdankt. Die Neotenie bedeutet nur einen speciellen Fall der Erscheinungen, die Perrier als Tachygenese zusammenfasst. Bei der Tachygenese handelt es sich um eine bestimmte Art cänogenetischer Ontogenie, die im Wesentlichen dadurch gekennzeichnet ist, dass eine mehr oder minder auffallende Beschleunigung in der Entwickelung der Organe oder Gewebe hervortritt. Ein solches frühzeitiges Auftreten in der ontogenetischen Entwickelung kann die verschiedensten Organe auszeichnen. Bald sind es mehrere Organe, die verfrüht auftreten, bald ist

es nur eines; hat sich der Geschlechtsapparat früh entwickelt, so liegt Neotenie vor.

Die Synascidienlarven sind zumeist dadurch ausgezeichnet, dass ihr Kiemendarm und Verdauungstractus, sowie das Herz eine viel höhere Ausbildungsstufe erreicht haben, als bei freischwimmenden Larven der Monascidien, und überdies beginnen zuweilen bereits die Embryonen der zusammengesetzten Ascidien mit der Knospenbildung (vgl. Textfig. 163, p. 783). Die Tachygenese der jetzt lebenden Larven äussert sich also in einer ganz andern Weise, als sie sich angeblich bei den Appendicularien ausgebildet haben müsste, denn sie betrifft niemals die Geschlechtsorgane. Würde aber jemals eine geschwänzte Monascidienlarve geschlechtsreif werden, so würde sie, wie ich bereits oben hervorgehoben habe, niemand für eine Appendicularie halten können, sondern jeder Kundige müsste sofort sehen, dass es sich um eine Larve handelt.

Nur wer alle derartigen Erwägungen völlig unbeachtet lässt, wird sich zu dem Standpunkt bekennen können, dass die Appendicularien geschlechtsreif gewordene Ascidienlarven sind und daher für die Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Tunicaten eine ganz untergeordnete Bedeutung haben. In diesem Urtheil werden wir uns dadurch nicht irre machen lassen dürfen, dass diejenigen, die die Entstehung der Appendiculariengruppe durch Neotenie oder Tachygenese erklären, in der nachdrücklichsten Form das Gegentheil behaupten: in den pelagisch lebenden Appendicularien mehr oder minder ursprüngliche Tunicaten erkennen zu wollen, sei „absolument inexact". Perrier und Gravier fassen ihr Urtheil über die hier vertretene Auffassung der Stellung der Appendicularien im Tunicatenstamm dahin zusammen: „C'est un renversement complet de l'arbre généalogique des Tuniciers, dont les modifications deviennent alors inintelligibles, tandis que dans l'hypothèse inverse tout est clair, précis et facile à expliquer par les considérations les plus simples."

Unsere Untersuchungen haben uns zu einem genau entgegengesetzten Ergebniss geführt, und wir erkannten die Appendicularien als eine ursprüngliche, den Tunicatenstammformen am nächsten stehende Gruppe. Daraus ergiebt sich der weitere Schluss, dass die drei oder zwei primären Protostigmenpaare der Ascidien als eine neue Erwerbung der festsitzenden Formen aufzufassen sind, und dass nur ein Spaltenpaar als allen Tunicaten ursprünglich eigenthümlich anzusehen ist. Auch Julin (1904) nimmt eine derartige mit einem Spaltenpaar versehene Stammform für sämmtliche Tunicaten an und nennt sie *Prototunicata*. Diese besass noch keine einheitliche Cloakenhöhle, sondern, so wie es noch jetzt bei den Appendicularien der Fall ist, beide Spalten öffneten sich getrennt nach aussen. Auch bei den Salpen bestehen noch die beiden riesig erweiterten primären Protostigmata ungetheilt, jedoch erfolgte bereits eine Vereinigung der äusseren Kiemenspaltenöffnungen durch die Bildung einer Cloakenhöhle. Bei Pyrosomen und, wie Julin glaubt, auch bei den Dolioliden hat sich das Primärprotostigma jeder Seite in eine Spaltenreihe zerlegt. Dass ich die

Pyrosomenkieme anders beurtheile, habe ich oben bereits angedeutet; aber ich möchte an dieser Stelle diese Frage ebenso unerörtert lassen, wie die vorhin ebenfalls berührte, ob in der That, wie Julin meint, die Entwickelung des Kiemenkorbes in zwei Etappen weiterschritt, in der Art, dass zunächst ein zweites und dann ein drittes Protostigmenpaar auftrat. Im Allgemeinen bin ich allerdings geneigt anzunehmen, dass eine Steigerung der Zahl der Spaltenreihen in den verschiedenen Ascidiengruppen mehrmals selbstständig eingetreten sein könnte. Das oft ausserordentlich variable Verhalten der Reihenzahl bei ganz nahe Verwandten lässt eine solche Annahme nicht ganz unwahrscheinlich, wenn freilich auch nicht nothwendig erscheinen.

Unter diesen Voraussetzungen kann von einer Homologisirung der definitiven Spiracula oder der verschiedenen Spaltenreihen der Ascidien mit mehreren bestimmten Kiemenspalten des *Amphioxus* keine Rede sein. So haben auch Van Beneden und Julin (1886) jede Homologie der Kiemenspalten bei Tunicaten und *Amphioxus* in Abrede gestellt, während Julin neuerdings (1904) das erste primäre Protostigmenpaar oder die aus diesem hervorgehenden Spaltenreihen bei Salpen und Ascidien einer Kiemenspalte der Vertebraten, allerdings ist nicht gesagt welcher, gleichwerthig setzt. Auch Willey hat versucht, das vorderste primäre Protostigmenpaar der Ascidien mit einer Kiemenspalte der Vertebraten zu homologisiren, und zwar sollte es bei *Amphioxus* eine erste, später wieder verschwindende Spalte sein, der diese phylogenetisch wichtige Bedeutung zukäme. Als eine solche rudimentäre Kiemenspalte deutet er nämlich die kolbenförmige Drüse des *Amphioxus*, eine Auffassung, gegen die sich jedenfalls sehr gewichtige Bedenken erheben lassen. Die Gleichsetzung solcher in ihrer gesammten Entwickelung so völlig abweichenden Gebilde, wie sie die später atrophirende kolbenförmige Drüse und das in Spaltenreihen sich auflösende erste Primärprotostigma der Ascidien sind, halte ich für durchaus verfehlt.

d. Der Verdauungstractus.

Die Umbildungen, die der Verdauungstractus nach der Festsetzung der Larve erfährt, sind im Vergleich zu den Veränderungen, die den Kiemendarm betreffen, unbedeutend. Da häufig schon in der freischwimmenden Larve die Gliederung der Darmschleife in Oesophagus, Magen, Mittel- und Enddarm eingetreten ist (p. 814), beschränkt sich die weitere Entwickelung auf eine Grössenzunahme der einzelnen, immer schärfer sich sondernden Abschnitte und auf gewisse, in der Regel nur unbedeutende Lageverschiebungen des Tractus.

Die Drehung der Darmschleife erfolgt gewöhnlich in demselben Sinne wie die Verschiebung des Endostyls, den wir bei den freischwimmenden Larven zumeist noch nach vorn gekehrt fanden, während

er später ganz ventral liegt. Bei *Clavelina* liegt die Darmschleife, und zwar besonders der aufsteigende Intestinalast, in älteren Embryonen ungefähr parallel zum Endostyl, wie das auch im ausgebildeten Thier der Fall ist. Da aber der Endostyl seine definitive Lage früher erreicht, finden sich auf den Zwischenstadien der jüngsten festsitzenden Thiere Darm und Endostyl in Winkelstellung zueinander (vergl. Fig. 3, 8, 6, Taf. XXVIII mit Fig. 1, Taf. XXXI). Bei *Ascidia mentula* (Textfig. 167, p. 804) scheint die Verschiebung der Darmschleife ebenfalls nicht sehr bedeutend zu sein, dagegen wird in jungen Thieren die Schleifenform complicirter.

Die mit dem Verdauungstractus im Zusammenhang stehenden Drüsen entstehen fast immer erst nach der Festsetzung der Larve; vielleicht nur in manchen Synascidienlarven, deren gesammte Organisation eine sehr weit vorgeschrittene Ausbildungsstufe aufweist, hat bereits die Entwickelung der Darmdrüsen ihren Anfang genommen.

Ueber die Entstehung der darmumspinnenden Drüse habe ich bereits an früherer Stelle berichtet (p. 475). Im Gegensatz zu älteren Angaben darf als durchaus feststehend anerkannt werden, dass das Organ in allen seinen Theilen aus einer Ausstülpung des Darmcanals selbst hervorgeht und daher entodermalen und nicht mesodermalen Ursprungs ist. Dass da und dort Mesodermzellen sich an die entodermalen Röhren anlegen, hat keine wesentliche Bedeutung. Alle genaueren Beobachtungen stimmen darin überein, dass die gesammte Drüse aus einer einzigen Entodermausstülpung hervorgeht, die sich am blinden Ende dichotomisch verästelt und vergrössert, während die ursprüngliche Ausstülpungsstelle zur definitiven Mündung des ausführenden Drüsencanals in den Darm wird. Ob in den wenigen Fällen, in denen zwei gesonderte Canäle in die Darmschleife eintreten, auch zwei getrennte Entodermausstülpungen von allem Anfang an die Drüse bilden, ist nicht sichergestellt. Wahrscheinlicher dürfte es sein, dass erst eine nachträgliche Spaltung der ursprünglich einheitlichen Bildung eintrat.

Gewöhnlich etwas später als die darmumspinnende Drüse bildet sich die Leber. Aus dem Bau des fertigen Organs ergiebt sich, dass es stets mehrere Ausstülpungen des Magens oder eines bestimmten Abschnitts der Darmschleife sind, die zur Leber werden. Die Zahl und Anordnung sowie die Art der Verzweigungen der primären Leberaussackungen variiren ausserordentlich und stehen mit den Verschiedenheiten im Zusammenhang, die wir oben (p. 469 fg.) im Organ der ausgebildeten Ascidie kennen gelernt haben.

c. Das Herz, Pericard und Epicard (Perivisceralhöhle der Ciona).

Die in einem vorhergehenden Abschnitt (p. 817 fg.) beschriebene Sonderung des primären Herzbläschens in Herz- und Pericardialwand und die Ausbildung des Epicards oder des diesem homologen Organs erfolgen

sehr häufig erst in einer späteren Lebensperiode, nachdem die Larve sich festgesetzt und ihren Ruderschwanz verloren hat (*Ciona* und die Monascidien). Wo aber alle diese Gebilde bereits in der freischwimmenden Larve wohl differenzirt vorhanden sind, erscheinen die Umbildungen des centralen Gefässapparates und der benachbarten Organe im festsitzenden Thier nur unbedeutend.

Das von der Herz- und Pericardialwand gebildete Doppelrohr nimmt nach der Festsetzung der freischwimmenden Larve in allen Fällen noch bedeutend an Grösse zu und verändert oft noch erheblich seine Gestalt, wenn die Form im ausgebildeten Thier eine complicirtere ist. Dazu treten Lageveränderungen und Verschiebungen, die sich ohne Weiteres aus dem oben geschilderten Bau der entwickelten Ascidie ergeben. In histologischer Beziehung erfährt nun die Herzwand dadurch eine erhebliche Veränderung, dass an der der Herzhöhle zugekehrten Seite quergestreifte Muskelfibrillen zur Ausscheidung gelangen. Allerdings konnten Herzcontractionen gelegentlich bereits bei freischwimmenden Larven beobachtet werden. Die Pericardialwand behält das Aussehen eines immer mehr sich abflachenden feinen Epithels und verwächst mit dem umgebenden Bindegewebe und dessen Intercellularsubstanz, so dass sie trotz aller Feinheit ziemlich straff ausgespannt bleibt, während das Herz pulsirt. Bei der Ausscheidung der die Pericardialhöhle erfüllenden Flüssigkeit dürften wahrscheinlich die plasmareicheren Zellen der Herzwand eine erheblichere Bedeutung haben.

Das Epicard fanden wir in der freischwimmenden Larve als zwei symmetrisch gelagerte, der Medianebene dicht benachbarte Röhren, die vorn mit dem Kiemendarm im Zusammenhang standen, hinten blind endigten und zum Theil die Dorsalwand des Pericardiums bedeckten (p. 823). Bei manchen Ascidien können die beiden vorderen Verbindungen mit der Kiemendarmhöhle zeitlebens bestehen, bei anderen aber schliessen sie sich vollständig, und es scheint sogar das Epicard von der hinteren Kiemendarmwand sich völlig loslösen und als ein selbstständiges Gebilde bestehen zu können; wenigstens vermochte Kowalevsky bei *Amaroucium proliferum* keinen Zusammenhang mehr in alten Thieren nachzuweisen (p. 565).

Im ganzen mittleren Bereich, oft bis weit nach hinten und vorn hin, vereinigen sich die beiden Epicardialröhren zu einem einheitlichen, medianen Epicardialsack, der zwar der Pericardialwand dicht anliegen kann, aber niemals mit ihr innig verwächst und verschmilzt. Auch bei *Didemnum niveum* finden sich nach Salensky (vgl. oben, p. 762) auf einem bestimmten Stadium zwei Epicardialröhren vor, die vom Entdecker als Kiemenschläuche bezeichnet und den Procardialröhren Van Beneden's verglichen wurden. Von den vereinigten Blindenden der beiden Schläuche sollte sich das primäre Herzbläschen abschnüren, während die basalen Theile des paarigen Epicards eine allmähliche Rückbildung erfahren. Eine solche Degeneration des Epicards ist aber bei

keiner andern knospenbildenden Ascidie beobachtet worden, und es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass gerade bei *Didemnum* die Aufgabe des paarigen Epicards nur darin bestehen sollte, das primäre Herzbläschen zu bilden, das bei allen Ascidien, über die bisher genaue Untersuchungen vorliegen, völlig unabhängig vom Epicard entsteht. Bei *Diplosoma* soll der Epicardialsack von allem Anfang an als eine einheitliche, unpaarige Ausstülpung der Anlage des späteren Kiemendarms entstehen; wenigstens erwähnt Salensky ausdrücklich, dass in jedem der beiden ersten aus dem Ei entstandenen Individuen (d. h. das Oozooid und das erste Blastozooid) nur ein „Kiemenschlauch" auftrete. Trifft das zu, so erwiese sich die *Diplosoma*-Entwickelung in dieser Beziehung verkürzt; doch fanden spätere Beobachter auch bei *Diplosoma* paarige Epicardialanlagen.

Dem Epicard kommt eine hohe Bedeutung bei der Bildung der Knospen zu. Die Vorgänge, die dazu führen, dass das Knospenentoderm ganz oder zum Theil aus den Epicardialwänden entspringt, sind so complicirt, dass sie erst in dem folgenden, die Ascidienknospung behandelnden Capitel erörtert werden können. Hier möchte ich nur die Bemerkung vorausschicken, dass die Betheiligung des Epicards bei der Knospung durchaus nicht allen stockbildenden Ascidien eigenthümlich ist. Abgesehen davon, dass bei zahlreichen Synascidien ein Epicard überhaupt nicht nachgewiesen worden ist (Botryllidae, Polystyelidae), geht auch bei *Clavelina* die Entodermbildung der Knospen nicht von dem typischen Epicard, sondern wahrscheinlich vom Pericard aus.

Van Beneden und Julin (1886) haben zwar nachdrücklich behauptet, dass das Epicard der *Clavelina*-Larve nach der Festsetzung des geschwänzten Stadiums an Volumen sehr bedeutend zunehme, nach hinten hin über das Herzende hinauswachse und die Scheidewand in den Stolonen bilde, aus der das Knospenentoderm entsteht. Indessen haben die Autoren keine beweisenden Abbildungen vorgelegt, und ich selbst habe schon vor mehreren Jahren über 5 mm lange, aus dem Ei entwickelte Oozooide der *Clavelina* beobachtet, die bereits die Anlagen der Geschlechtsorgane besassen, deren Epicard aber noch immer ein Stück vor dem Pericard endete. Den Angaben Van Beneden's zufolge hätte ich erwarten müssen, dass ein Fortsatz des Epicards bereits in das hinterste Ende des Thieres eingetreten sei, um in die Stolonen als deren Scheidewand hineinzuwachsen. Davon war aber nichts zu bemerken, wohl aber zog sich das hinterste Ende des Pericards in einen langen Zipfel aus, der als eine zweischichtige Lamelle noch weit hinten in der primären Leibeshöhle zu erkennen war. Neuerdings hat Kuhn (1903) eine Anzahl Schnitte durch ein derartiges Stadium abgebildet, in denen das Pericardende deutlich zu erkennen ist. Daher scheint es am wahrscheinlichsten, dass dieser Pericardialfortsatz und nicht das Epicard zum Stoloentoderm wird. Allerdings darf ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, dass bisher, wie ich wenigstens annehmen muss, niemand das Auftreten der ersten Knospe am Oozooid der *Clavelina* beobachtet hat, und daher

sind meine eben vorgetragenen Bemerkungen durch die directe Beobachtung noch nicht bestätigt worden.

Es ist oben (p. 569fg.) ausgeführt worden, dass die Perivisceralhöhle der *Ciona* dem Epicard zu homologisiren ist, und die bereits mitgetheilten Entwickelungsvorgänge bestätigen diese Deutung. Für die morphologische Gleichwerthigkeit dieser beiden Organe hat sich auch Julin (1899) mit besonderem Nachdruck erklärt, und er versucht seine Auffassung ebenfalls durch die embryologischen Thatsachen zu stützen, die er selbst bei *Ciona* und *Clavelina* festgestellt zu haben glaubte. Seine Beobachtungen haben sich aber als irrthümlich erwiesen, und weder bei *Ciona* noch bei *Clavelina* entstehen Herzbläschen und Epicard aus einer gemeinsamen Anlage, die als Procardialröhre bezeichnet werden darf (vgl. p. 819fg.). Würden daher bei *Ciona,* wie Julin erwiesen zu haben glaubte, thatsächlich das Herzbläschen und die Perivisceralhöhle aus einem gemeinsamen Procard entstehen, so könnte dieser Bildungsmodus mit besserem Recht gegen als für die Homologisirung jener Höhlung mit dem Epicard angeführt werden. Die Thatsache, dass das Stoloentoderm der *Clavelina* vom Pericard, und nicht vom Epicard des Oozooids entspringt, während die Mantelgefässe der *Ciona* eine entodermale Scheidewand besitzen, die vom Epithel der linken Perivisceralhöhle ausgeht (p. 573), legt andererseits wieder den Schluss nahe, dass die morphologische Uebereinstimmung zwischen den Stolonen der *Clavelina* und den Gefässe führenden Haftfortsätzen der *Ciona* keine so vollkommene ist, wie gewöhnlich angenommen wird.

Auch bei *Styelopsis grossularia* und *Lithonephria eugyranda* glaubt Julin (1899) ein Epicard nachgewiesen zu haben. Die Eier der letztgenannten Ascidie sind sehr dotterreich, und der Embryo verlässt daher auf einem sehr hohen Stadium der Ausbildung das Mutterthier, während bei *Styelopsis* erst nach der Festsetzung der im Brutraum entwickelten geschwänzten Larve die Herzbildung ein vorgeschritteneres Stadium erreicht. Bei *Styelopsis* soll jederseits von der Retropharyngealrinne, bei *Lithonephria* aber (Textfig. 190, p. 926) nur rechts eine Procardialausstülpung des Kiemendarms auftreten. Das rechte Procard theilt sich in das primäre Herzbläschen (sac péricardique) und das rechte Epicard, während die linke Ausstülpung der *Styelopsis* als linkes Procard stets ungetheilt verharrt. Von diesen Bildungen stellt aber nur das primäre Herzbläschen die Anlage perennirender Organe dar, indem es, so wie bei allen Ascidien, Herz und Pericard hervorgehen lässt. Das rechte Epicard und das linke Procard sollen aber im weiteren Verlaufe der Entwickelung wieder vollständig rückgebildet werden.

Es ist ohne Weiteres ersichtlich, dass Julin's Deutung der embryonalen Kiemendarmfaltungen als Procard resp. als Epicard lediglich darauf beruht, dass das primäre Herzbläschen in der angegebenen Weise sich abtrennt. Nachdem aber jetzt der Nachweis geführt ist, dass das primäre Herzbläschen sich ganz unabhängig vom Epicard bildet und ein

Procard in der von Van Beneden und Julin angenommenen Form und Bedeutung bei Monascidien und Socialen überhaupt nicht vorkommt, fehlt jener Deutung jede Grundlage. Aber selbst, wenn Julin's Voraussetzung richtig wäre, müsste die Deutung der linken Kiemendarmausstülpung als linkes Procard im höchsten Masse unsicher erscheinen, da ja gerade das nach Julin charakteristische Merkmal des Procards, nämlich Betheiligung an der Bildung des primären Herzbläschens, auf diese Darmfaltung nicht zutrifft. Meines Erachtens fehlen also bei diesen Monascidien alle Anzeichen für das Vorkommen von epicardialen Bildungen.

Dass übrigens Julin's Angaben für die Molguliden nicht zutreffend sind, hat kürzlich erst Damas (1902) dargethan. Besonders für *Molgula echinosiphonica* hat er ausgeführt, dass das primäre Herzbläschen aus einem unpaaren, aber ein wenig rechtsseitig, neben dem Nierensack gelegenen soliden Zellhaufen entsteht. Der Ursprung dieser Zellgruppe konnte nicht festgestellt werden; wahrscheinlich handelt es sich um Mesodermelemente. Dieses Ergebniss ist im Hinblick auf die zahlreichen genauen Untersuchungen an anderen Ascidien, bei denen zweifellos eine entodermale Entstehung der Herzblase nachgewiesen wurde, immerhin auffallend und fordert eine Nachuntersuchung. Merkwürdig ist auch der weitere Entwickelungsgang insofern, als der solide Zellhaufe sich erst verhältnissmässig sehr spät aushöhlen und in ein Bläschen verwandeln soll. Vollständig zutreffend ist es aber, wenn Damas die von Julin gegebene Deutung der rechten Kiemendarmfalte bei *Lithonephria* als rechtes Procard oder Epicard durchaus zurückweist. Diese Falte hat mit der Bildung eines Epicards sicher nichts zu schaffen, sondern ist die Entodermausstülpung, die das hintere rechte Protostigma entstehen lässt.

Es ist oben (p. 820) bemerkt worden, dass manche Beobachter das primäre Herzbläschen durch Verschmelzung zweier ursprünglichen, paarig gelagerten Bläschen entstehen lassen. Wenn auch diese Herkunft des Herzens in dem einen oder andern Fall sich als zutreffend erweisen sollte, so ist sie doch zweifellos für manche Ascidien bereits als unmöglich dargethan, und jedenfalls handelt es sich dabei nicht um ein allgemein gültiges und ursprüngliches Vorkommen. Es ist daher nicht zutreffend, wenn Lang (1902, 1903) die folgende Darstellung von der Herzbildung bei Tunicaten giebt: „Der Ventralseite des Darmepithelrohres liegen zwei pericardiale Cölomblasen an, die, aneinander stossend, durch eine aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand getrennt sind. Diese beiden Lamellen weichen jedoch an der dem Darme zugekehrten Seite auseinander, so dass zwischen ihnen und dem Darme ein ventraler Darmblutsinus, das primitive Tunicatenherz, entsteht. Die doppellamellige Scheidewand unter diesem Herzen (das ventrale Mesocardium) verschwindet frühzeitig, so dass das Kardio-Pericard einen Trog mit doppelter Wand darstellt, dessen Oeffnung dem Darm zugekehrt ist."

Gegenüber dieser Darstellung erwies sich uns die Bildung des Herzens in Wirklichkeit beträchtlich einfacher und verkürzt, vor allem

dadurch, dass die Bildung eines „Mesocardiums“ ganz unterbleibt und daher die spätere theilweise Rückbildung dieses Organs gar nicht erst zu erfolgen hat. Wenn auch nach beiden Darstellungen die Herzhöhle lediglich als ein Theil der primären Leibeshöhle, und die Pericardialhöhle als ein von allem Anfang an von dieser gesonderter Raum erscheinen, so bestehen doch noch gewisse Gegensätze. Namentlich in dem Fall treten diese besonders hervor, wenn die beiden Blätter der die zwei pericardialen Cölombläschen trennenden Scheidewand nicht dorsal, dicht unter dem Darm, sondern in der Mitte auseinanderweichen und zwischen sich die Herzhöhle auftreten lassen, die dann im Moment ihrer Entstehung vollkommen abgeschlossen erscheint. Die schmale dorsale Scheidewand des Mesocards bleibt als Raphe erhalten, die ventrale wird resorbirt, während vorn und hinten die Herzhöhle durch je ein Ostium in die primäre Leibeshöhle durchbricht. Der von mir beobachtete Bildungsmodus zeigt dagegen die Herzhöhle zu keiner Zeit allseitig geschlossen, sondern gleich von allem Anfang an mit der Leibeshöhle im Zusammenhang; die Ostien sind keine späten Neubildungen, sondern lediglich aus dem medianen Spaltraum hervorgegangen, der bei der Umwandlung des primären Herzbläschens in den doppelwandigen Schlauch nothwendigerweise auftreten musste.

Nach alledem kann ich es auch für nicht gerechtfertigt halten, wenn Lang die von mir und anderen festgestellte Art und Weise der Herzbildung auf einen Beobachtungsfehler zurückführen will und sagt: „Ich vermuthe, dass diese Befunde so zu deuten sind, dass die aus zwei Lamellen bestehende Scheidewand zwischen zwei anfänglich getrennten Cölombläschen sehr rasch verschwindet, mit Ausnahme der darmwärts gerichteten Theile, die durch Auseinanderweichen — die vermeintliche Einstülpung — den Herztrog bilden.“ Würde sich eine solche Scheidewand überhaupt bilden, so müsste sie auch nachweisbar sein, und jedenfalls beweisen die sehr sorgfältigen Abbildungen, die manche Autoren von dem von mir bei *Clavelina* festgestellten Entwickelungsgang auch für andere Ascidien gegeben haben, dass die Annahme eines Irrthums nicht gerechtfertigt ist. Näher möchte es vielleicht im Gegentheil liegen, die paarigen Herzbläschen aus einem Beobachtungsfehler zu erklären. Doch bin ich entfernt davon, diese Erklärung der Controverse zu geben, und mehr geneigt, anzunehmen, dass so weitgehende Verschiedenheiten in der ontogenetischen Entwickelung thatsächlich vorkommen können.

Lang nennt die beiden embryonalen, paarig auftretenden Bläschen, die sich zum primären Herzbläschen vereinigen sollen, „pericardiale Cölomblasen“ und deutet damit die Hohlräume, die sie umschliessen, als Theile der enterocölen Leibeshöhle. Die gleiche Deutung müsste dann auch auf die Pericardialhöhle zutreffen, und diese wäre demnach als Cölom aufzufassen. Van Beneden und Julin (1886) betrachteten dagegen sowohl die Pericardial-, als Epicardialhöhle, obwohl sie deren Zusammenhang mit dem Kiemendarm erkannt hatten, als eine den Tunicaten allein eigenthümliche Bildung, die bei anderen Stämmen kein

Homologon besässe: „Nous ne connaissons ni chez l'Amphioxus, ni chez les Vertébrés, aucun organe homologue ni à l'une, ni à l'autre de ces formations." Daraus ergiebt sich, dass die Verfasser jeden Vergleich der Pericardialhöhle mit einem Enterocöl zurückweisen. Für sie lag freilich eigentlich gar kein Bedürfniss vor, nach einem Homologon des Cöloms in der entwickelten Ascidie zu suchen, da sie das wahre Enterocöl bereits auf ganz jungen Embryonalstadien in Form von paarigen Entodermdivertikeln gefunden zu haben meinten und den Nachweis führen konnten, dass diese Divertikel in Mesenchym sich auflösen und die Höhlungen verloren gehen, resp. in der primären Leibeshöhle wieder aufgehen. Zwar erwiesen sich, wie oben (p. 745fg.) berichtet wurde, diese Angaben der belgischen Autoren als unzutreffend, immerhin aber wird man die Bildung des Cöloms und Mesoblasts, insofern es sich um das früheste Auftreten handelt, bei jüngeren Embryonalstadien suchen müssen, und nicht erst bei freischwimmenden oder gar festsitzenden Larven, wie es für die Pericardbildung bei vielen Monascidien (*Ciona*, *Styelopsis*) beobachtet wurde. Wenn das primäre Herzbläschen und Epicard auftreten, sind die drei Keimblätter bereits vollständig gesondert. Wer allerdings, wie Van Beneden und Julin, daran denkt, die auf noch viel späteren Entwickelungsstadien auftretenden Hohlräume in den Geschlechtsorganen der Ascidien als Cölomräume zu deuten, verführe meines Erachtens besser und consequenter, zunächst in den Pericardial- und Epicardialhöhlen Homologa einer enterocölen Leibeshöhle erweisen zu wollen.

f. *Die Niere.*

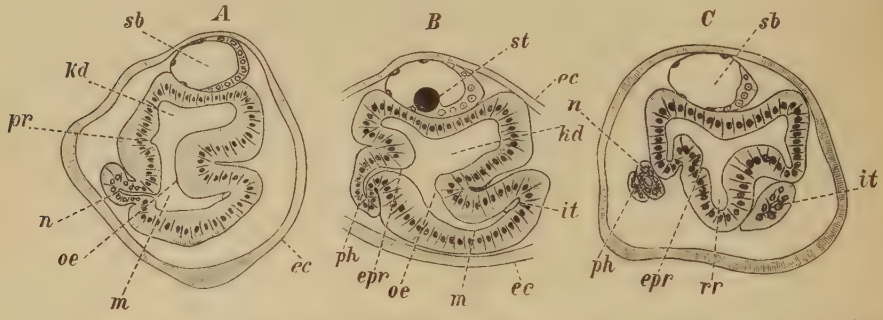
Die vergleichend anatomische und histologische Betrachtung des ausgebildeten Excretionsorgans (p. 603fg.) hat uns eine continuirliche Reihe verschiedener Ausbildungsstufen kennen gelehrt, die mit sehr einfachen Stadien beginnt und mit dem complicirten Molgulidenorgan abschliesst. Daraus hätte sich als sehr wahrscheinlich der Schluss ergeben, dass auch die Embryonalentwickelung des Nierenorgans bei allen Ascidien nach einem gemeinsamen Typus verlaufen müsse und dass die Unterschiede im Wesentlichen sich darauf beschränken, dass die Entwickelung entweder auf einer niederen Stufe stehen bleibt, oder ein vollkommeneres Stadium erreicht. Prüft man aber daraufhin die bisher vorliegende Litteratur, so findet man diese Erwartung nicht verwirklicht. Vielmehr werden zwei ganz verschiedene Entwickelungstypen beschrieben.

1) Da, wo lediglich einzelne mesodermale Excretionszellen oder Zellgruppen die Niere bilden, kann von einer eigentlichen Entwickelung eines Organs nicht die Rede sein. Es beschränken sich die Veränderungen auf bestimmte histologische Einzelheiten, die in und an den einzelnen Zellen in gleicher Weise auftreten.

Die zahlreichen grösseren oder kleineren Nierenbläschen der *Ascidia*, *Ascidiella*, *Phallusia*, *Cynthia* entstehen durch Zusammentreten von Mesen-

chymzellen zu meist sehr kleinen Gruppen, die sehr bald eine centrale Höhlung erhalten, während die peripheren Zellen einschichtig sich anordnen und in bestimmter Weise differenziren. Zunächst enthält das Bläschenlumen nur eine helle Flüssigkeit; später erst treten in dieser Harnconcremente auf. Die Bildung der ersten Bläschen beginnt in der Regel sehr bald nach der Festsetzung der Larve, und es scheint mir, dass, wenigstens da, wo die Bläschenzahl eine sehr grosse ist, zeitlebens eine Neubildung aus noch indifferenten Bindegewebszellen erfolgen kann. Ob nicht auch Theilungen bereits gebildeter Nierenbläschen gelegentlich eintreten, habe ich nicht sicher entscheiden können. Die neuen Nierenbläschen entstehen vorwiegend weiter vorn, vor den alten.

Fig. 190.



Querschnitte durch Embryonen der *Lithonephria eugyranda*, zur Demonstration der Entstehung des Nierensackes und des primären Herzbläschens. (Nach Julin). $^{230}/_{1}$.
A = Jüngerer Embryo; *B* = Aelteres Stadium; *C* = Zum Ausschwärmen bereite Larve. *ec* = Ektodermales Hautepithel; *epr* = Angeblich rechtes Epicard; *it* = Intestinum; *kd* = Kiemendarm; *m* = Magen; *n* = Nierensack; *oe* = Oesophagus; *ph* = Primäres Herzbläschen; *pr* = Angeblich rechtes Procard, das sich in das primäre Herzbläschen und Epicard theilen soll; *rr* = Retropharyngealrinne; *sb* = Sinnesblase; *st* = Statolith.

Schon Krohn (1852) hat bei der festgesetzten Larve der *Phallusia mammillata* das Auftreten der winzigen Nierenbläschen beobachtet, vermochte aber den Ursprung und die Herkunft der Wandzellen nicht festzustellen. Eine befriedigendere Darstellung haben erst Van Beneden und Julin (1885) gegeben.

2) Ueber die Bildung des grossen Nierensackes der Molguliden liegen neuere Beobachtungen von Julin (1899) an *Lithonephria eugyranda* vor. Zwar hat schon Kupffer (1872) den Nierensack der *Molgula macrosiphonica* bei jungen, noch im Follikel ruhenden Thierchen als ein kleines, dünnwandiges Bläschen bemerkt; über die Herkunft der Zellen aber giebt er keine bestimmte Auskunft, wenngleich es ihm sehr wahrscheinlich ist, dass sie mesodermal entstehen. Bei *Lithonephria* bemerkt man das Organ ziemlich früh in Embryonen, deren Intestinalschleife als kurzer Bogen bereits angelegt, aber in die einzelnen Abschnitte noch ganz unvollkommen gesondert ist. Etwa dort, wo später der Oesophagus in den Magen übergeht, bildet sich auf der rechten Seite die Niere als eine kleine, sack-

artige Ausstülpung des Entodermepithels. Weiter vorn, rechts im Kiemendarm liegt eine andere winzige Ausbuchtung, die Julin als rechtes Procard auffasst (Textfig. 190 *A*). Auf einem späteren Stadium hat sich der Nierensack vom Darm abgeschnürt und beträchtlich vergrössert. An seiner Aussenwand liegt, dicht angeschmiegt, das primäre Herzbläschen, das sich inzwischen vom rechten Procard aus gebildet hat und ein abgeschlossenes Zellbläschen darstellt (Textfig. 190 *C*).

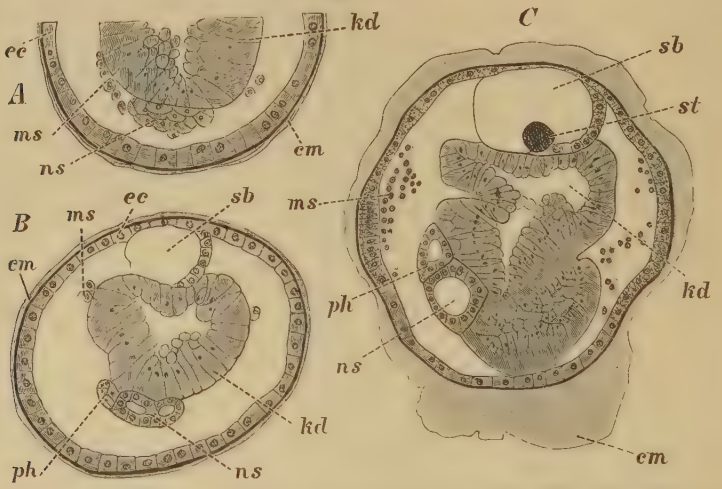
Das Auffallende in dieser Darstellung ist der entodermale Ursprung des Nierensackes. Während die Excretionsorgane in den anderen Ascidienfamilien aus Mesenchymzellen hervorgehen, die sich, wenn Nierenbläschen gebildet werden sollen, nachträglich epithelial anordnen können, entsteht die Molgulidenniere von allem Anfang an als ein einschichtiges Epithel, und zwar vom Verdauungstractus aus. Diese Beobachtung hat Julin veranlasst, das Excretionsorgan der Molguliden dem Leberblindsack des *Amphioxus* zu homologisiren. Selbst unter der Voraussetzung der Richtigkeit der Julin'schen Darstellung vermag ich aber nur eine sehr oberflächliche Uebereinstimmung und Aehnlichkeit zwischen diesen beiden Organen zu erblicken. Die Aehnlichkeit erstreckt sich lediglich darauf, dass der Nierensack so ungefähr in einer ähnlichen Darmregion des Ascidienembryos durch Ausstülpung entsteht, in der beim *Amphioxus* dauernd die Leber sich öffnet, während alle späteren Entwickelungsvorgänge sich unterscheiden und zu einer verschiedenen definitiven Lagerung und zu einer völlig anderen Functionsweise der Organe führen.

Neuerdings hat auch Damas (1902) die Entwickelung des Nierensackes der Molguliden untersucht. Wenn er auch *Molgula echinosiphonica* Lac.-Duth. in erster Linie berücksichtigt, so erwähnt er doch ausdrücklich, dass der Entwickelungsvorgang bei *Anurella Bleizi* und *Lithonephria eugyranda* der nämliche sei, dass er aber in einer völlig anderen Weise verlaufe, als Julin ihn geschildert hat. Ebensowenig wie am Kiemendarm Procardausstülpungen auftreten, die sich in Epicard und primäres Herzbläschen sondern (vgl. p. 818 fg.), bildet sich zwischen Oesophagus und Magen eine entodermale Ausstülpung, die zum Nierensack sich umgestaltet (vgl. Textfig. 190, p. 926). Vielmehr entsteht der Nierensack in der folgenden Weise:

Auf vorgerückteren Embryonalstadien erscheint median am ventralen Hinterende des Kiemendarms ein solider, aus lauter gleichartigen Elementen sich zusammensetzender Zellhaufen. Obwohl der Kiemendarmwand dicht benachbart, ist er doch von ihr scharf abgesetzt; aber die Zellen sollen den Entodermzellen durchaus gleichen und vom Mesoderm sich leicht und sicher unterscheiden lassen. In der Abbildung (Textfigur 191 *A*) tritt diese Aehnlichkeit mit dem Entoderm weniger scharf hervor, doch lässt sich andererseits nicht die Wahrscheinlichkeit des entodermalen Ursprungs der fraglichen Zellgruppe bestreiten. Bald treten, wie es scheint durch Auseinanderweichen der Zellen, im soliden Gebilde zwei dicht benachbarte, aber scharf voneinander getrennte Höhlungen auf,

die eine rechts, die andere links, und neben der rechten Höhlung, nach rechts aussen und ein wenig dorsal zu, erscheint ein neuer solider Zellhaufen, der wahrscheinlich von Mesodermzellen gebildet wird (Textfigur 191 *B*). Das zuerst entstandene, zwei Höhlungen umschliessende Organ besitzt eine einschichtige Epithelwand und stellt die Anlage der Niere dar; aus dem benachbarten mesodermalen Zellhaufen soll sich das primäre Herzbläschen in der oben (p. 821) geschilderten Weise entwickeln. Erst in älteren Embryonen, nachdem sich die Nierenanlage weit nach rechts hin verschoben hat, vereinigen sich die beiden Lumina zu einem gemeinsamen Hohlraum, und damit ist das definitive Nierenbläschen ent-

Fig. 191.



Querschnitte durch drei verschiedene Embryonalstadien der *Molgula echinosiphonica*. (Nach Damas). Circa $^{230}/_{1}$. In *A* ist nur der ventrale Theil des Schnittes gezeichnet worden.

cm = Aeusserer Cellulosemantel; *ec* = Ektodermepithel; *kd* = Kiemendarm; *ms* = Mesenchymzellen; *ns* = Nierensack; *ph* = Primäres Herzbläschen; *sb* = Sinnesblase; *st* = Statolith.

standen, das weiterhin nur an Grösse zuzunehmen und sich in besonderer Weise histologisch zu differenziren hat (Textfig. 191 *C*). Herz und Niere entstehen also von allem Anfang an in dichter Nachbarschaft und zeigen sofort die gleichen Lagebeziehungen zueinander, die sie im entwickelten Thier auszeichnen. Beide verschieben sich in der gleichen Weise aus der medianen Lage zu einer vollkommen unsymmetrischen rechtsseitigen.

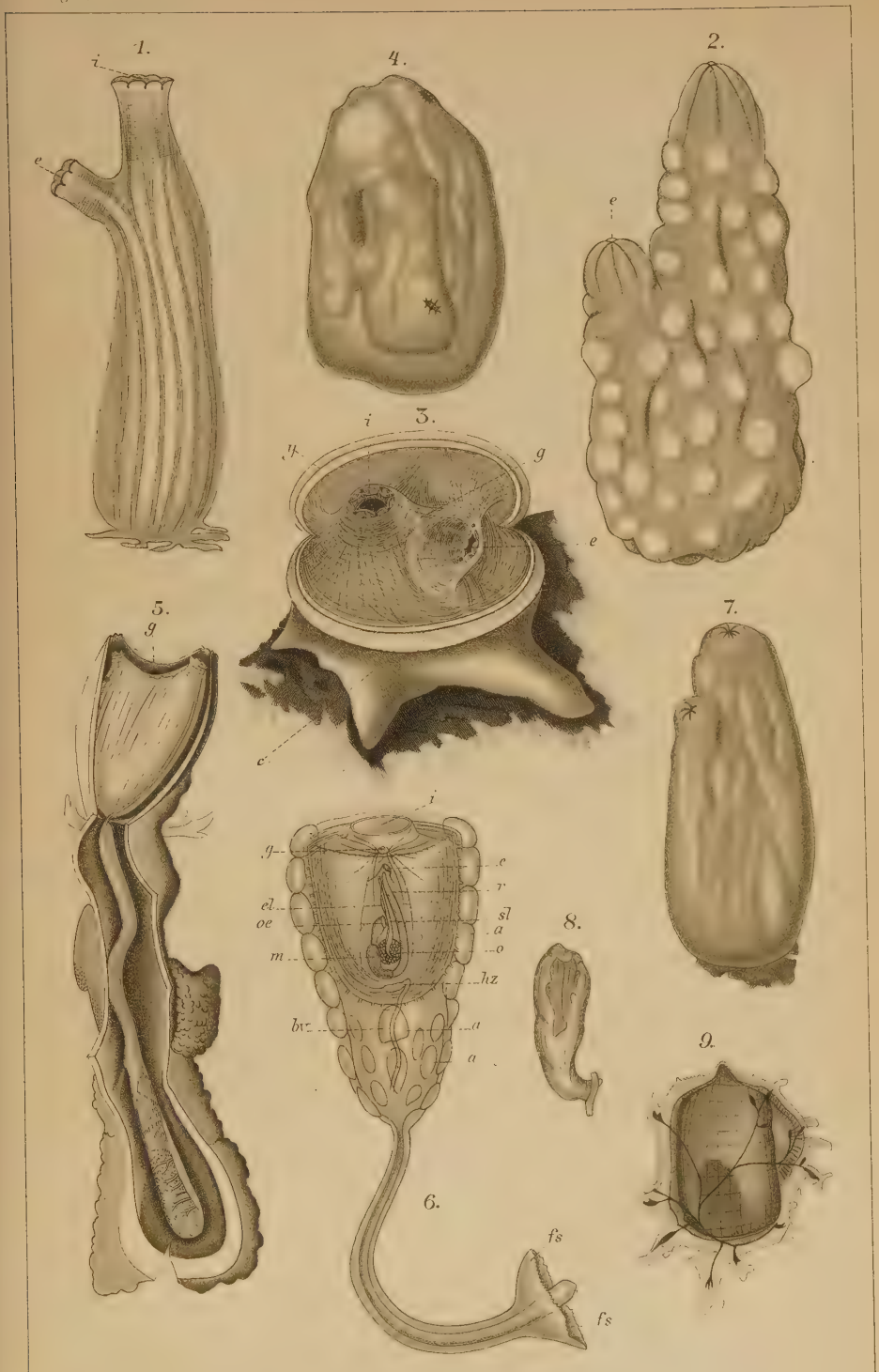
Ueberblickt man die von Damas gegebenen Abbildungen, so fällt am meisten auf, dass die beiden zuerst in der Medianebene erscheinenden Lumina der Nierenanlage nicht identisch sein sollen mit den beiden späteren Hohlräumen des Nierensacks und des primären Herzbläschens (vgl. Textfig. 191 *B* mit *C*). Das „Renopericardialorgan" der Molguliden soll sich vielmehr aus zwei ganz verschiedenen Theilen zusammensetzen: dem entodermalen Nierensack und dem mesodermalen Herzbläschen.

Erklärung von Tafel XXXIII.

Ascidien.

Fig.

1. *Ciona intestinalis* Linn., von rechts gesehen. Circa $^2/_3$.
2. *Phallusia mammillata* Cuv., von rechts gesehen. Circa $^2/_3$.
3. *Rhodosoma callense* Lac.-Duth., mit geöffneten Schalenklappen. (Nach Lacaze-Duthiers.) Circa $^7/_1$. *y* = Verdickter Rand der vorderen Schalenklappe.
4. *Abyssascidia Wyvillii* Herd., von der Rückenseite gesehen. (Nach Herdman.) $^2/_3$.
5. *Rhopalaea neapolitana* Philippi, nach theilweiser Entfernung des äusseren Cellulosemantels. Dem Thier sitzt eine *Cynthia* auf. (Nach Philippi.) Circa $^2/_3$.
6. *Hypobythius calycodes* Moseley, ventral gesehen. (Nach Moseley.) $^1/_4$. *a* = Verdickungen des Cellulosemantels; *bv* = Blutgefäss für den Stiel; *fs* = Fussscheibe des Stiels.
7. Junges Thier einer *Ascidia Challengeri* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
8. *Ciona Flemingi* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
9. *Ascidiella minuta* Kiaer. (Nach Kiaer.) Circa $^4/_1$.



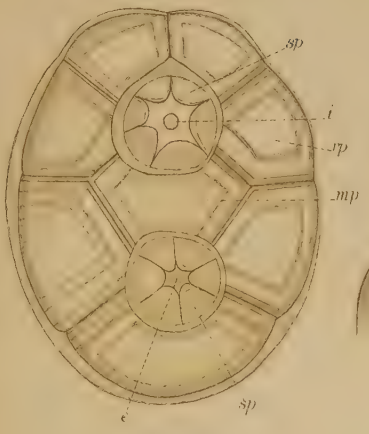
Lith. Gieseeke & Devrient

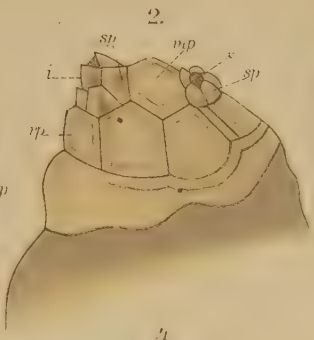
Erklärung von Tafel XXXIV.

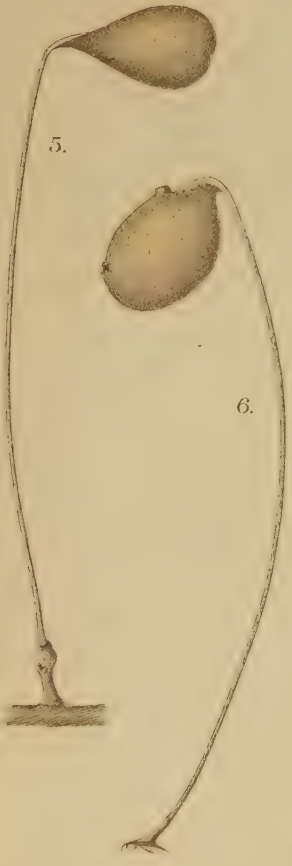
Ascidien.

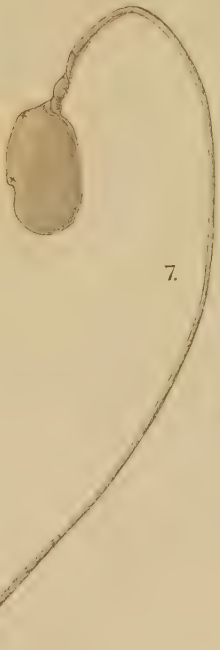
Fig.

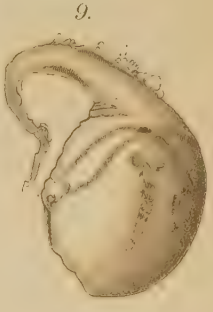
1. *Chelyosoma Macleayanum* Brod. u. Sow., von der Seite der Körperöffnungen aus gesehen. (Nach N. Wagner.) Schwach vergrössert. *mp* = Mittelplatte; *rp* = die sieben Randplatten; *sp* = die sechs Siphonalplatten an jedem Sipho.
2. *Chelyosoma Macleayanum,* einem Steine aufsitzend, in seitlicher Ansicht. (Nach N. Wagner.) $^1/_1$. Bezeichnung wie in Fig. 1.
3. *Corynascidia Suhmi* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_2$.
4. *Corella japonica* Herd., von links gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
5. *Culeolus Moseleyi* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
6. *Culeolus perlucidus* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
7. *Boltenia elegans* Herd. (= *B. ovifera* Lin.), von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_3$.
8. *Fungulus cinereus* Herd., von rechts gesehen. (Nach Herdman.) $^1/_1$.
9. *Cystingia Griffithsi* Mac-Leay, von rechts gesehen. (Nach Mac-Leay.) $^2/_1$.











Lith. Gieseke & Devrient.

In der **C. F. Winter**'schen Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

Dr. H. G. Bronn's

Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.

In kompleten Bänden resp. Abteilungen:

Erster Band. Protozoa. Von Dr. **O. Bütschli**, Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.

Zweiter Band. Porifera. Von Dr. **G. C. J. Vosmaer.** Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltafeln) und 53 Holzschnitten. Preis 25 Mark.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. **H. Ludwig**, Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Mit 17 lithographierten Tafeln, sowie 25 Figuren und 12 Karten im Text. Preis 25 Mark.

Dritter Band. Mollusca (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth.** Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk.
Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mark.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.

Sechster Band. II. Abteilung. **Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.

Sechster Band. III. Abteilung. **Reptilien.** Von Dr. **C. K. Hoffmann**, Professor in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.

Sechster Band. IV. Abteilung. **Vögel:** Aves. Von Dr. **Hans Gadow** in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mark. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mark.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mark. 2. Hälfte. Preis 48 Mark.

Ferner in Lieferungen à 1 Mark 50 Pf.:

Zweiter Band. II. Abteilung. **Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. **Carl Chun** und Prof. Dr. **L. Will.** Lfg. 1—21.
Anthozoa. Von Dr. **O. Carlgren** in Stockholm. Lfg. 1.

Zweiter Band. III. Abteilung. **Echinodermen** (Stachelhäuter). Begonnen von Dr. **H. Ludwig**, Prof. in Bonn. Fortgesetzt von Dr. **O. Hamann**, Prof. in Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Viertes Buch. **Die Seeigel.** Lfg. 17—70.

Dritter Band. Mollusca (Weichtiere). Von Dr. **H. Simroth**, Prof. in Leipzig. Zweite Abteilung. Lfg. 22—74.

Dritter Band. Supplement. Tunicata (Manteltiere). Von Dr. **Osw. Seeliger**, Prof. in Rostock. Lfg. 1—58.

Vierter Band. Würmer (Vermes). Von Prof. Dr. **M. Braun.** **Turbellaria.** Bearbeitet von Prof. Dr. **L. v. Graff.** Lfg. 63—67.

Vierter Band. Supplement. Nemertini (Schnurwürmer). Von Dr. **O. Bürger**, Professor in Santiago. Lfg. 1—22.

Fünfter Band. Gliederfüssler (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. **A. Gerstaecker.** Fortges. von Prof. Dr. **A. E. Ortmann** und Dr. **C. Verhoeff.** Lfg. 1—71.

Sechster Band. I. Abteilung. **Fische.** Von Dr. **E. Lönnberg**, Prof. in Stockholm. Lfg. 1—15.

Sechster Band. V. Abteilung. **Säugetiere:** Mammalia. Von Dr. **C. G. Giebel.** Fortgesetzt von Prof. Dr. **W. Leche.** Lfg. 61—64.

593 B86 BD 03 SUPPL ABT 01 PT 01
BRONN H G DR H G BRONNS KLASSEN UND O

INSERT BOOK
MASTER CARD
FACE UP IN
FRONT SLOT
OF S.R. PUNCH

SIGILLVM VNIVERSITATIS ARIZONENSIS
ESTABLISHED 1885

MASTER CARD

UNIVERSITY OF ARIZONA
LIBRARY

GLOBE 901144-O